БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

Том 19 1934 № 4

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

I. ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТ. И НАУЧНО-ИССЛЕД. УЧРЕЖД. НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ—ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

ЛЕНИНГРАД 1934 МОСКВА

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

Tome 19 1934 № 4

SOMMAIRE

Pages

I. ARTICLES ORIGINAUX

Ботанический журнал СССР

Том 19 1934 № 4

Journal botanique de l'URSS

Tome 19 1934 № 4

УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТ. И НАУЧНО-ИССЛЕД. УЧРЕЖД: НАРКОМПРОСА РСФСР

ОГИЗ — ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ — 1934

Редактор *В. Л. Комаров.* Техред. *И. Нурмсон.*

Ленгорлит № 23205. Ленбиомедгиз. № 69/л. Тираж 1550 экз. Сдано в набор 14/VI—1934 г. Под. к печ. 20/VIII—1934 г. 9,21 авт. л. Ст. форм. 68×100. Кол. печ. зн. в 1 б. л. 132.119. Бум. лист. $3^3/_8$. Зак. № 1466.

Тип. „Коминтерн“ и школа ФЗУ им. КИМ'а. Ленинград, Красная, 1.

А. СЕРЕЙСКИЙ и М. СЛУДСКАЯ

К вопросу о природе яровизации

С 1 рисунком

(Получено 27/V 1934 г.)

1. Существует ли „гормон озимости"?

Природа различия между озимью и ярью, природа „яровизации"— один из насущных вопросов физиологии, разрешение которого сулит приоткрыть дверь в кажущуюся до сих пор таинственной область механики формообразования.

Посвятивший этому вопросу большое исследование Гасснер (Gassner, 1), убедившись на множестве примеров в том, что выдерживание озими в период прорастания или на позднейшей стадии при низкой температуре 0—6° приводит к цветению озими в первое же лето и установив, что при такой температуре в проростках наблюдается относительное повышение концентрации сахаров, попытался связать оба явления причинной зависимостью, предположив в соответствии с развитой ранее Клебсом (Klebs, 2) системой взглядов, что такое ускорение развития озими обусловливается именно этим количественным сдвигом в ее химическом составе.

Исходя из гипотезы Гасснера, Волков (3) проращивал семена *Avena byzantina* и пшеницы „Маркиз" непосредственно на растворе сахара, глюкозы или глицерина, и получил при этом весьма незначительный эффект ускорения колошения у *Avena* и совершенно ничтожный у пшеницы Маркиз (хотя—несколько непонятно—почему автор взял для таких опытов именно яровой сорт?). Все же он присоединяется к Гасснеру, также полагая, что накопление сахара в клетках является одним из факторов, ускоряющих плодоношение некоторых яровых и озимых.

Тимофеева несколько изменила методику, выдерживая в сахарных растворах семена, уже предварительно пророщенные на воде, но и это не дало ожидаемых результатов.

Наконец, Красносельская-Максимова (4) вводила сахарозу, глюкозу, левулезу и мальтозу непосредственно в эндосперм семян *Avena byzantina*, яровой пшеницы Маркиз и озимой Кооператорки, и, хотя произведенная ею операция замены части эндосперма посторонним веществом вполне удалась — без заметного вреда для растений, — но никакого сдвига времени наступления плодоношения не было отмечено.

По нашему мнению, все эти данные говорят скорее против гипотезы Гасснера, но их нельзя считать достаточными для ее опровержения.

Толмачев (5) предложил другую гипотезу. Не разделяя процесса „яровизации“, т. е. собственно подготовки к образованию плодущих органов, от стеблеобразования, он полагает, что озимые отличаются от яри лишь меньшей диференцировкой и меньшей функциональной подготовленностью „стеблевой плазмы“ зародыша.

Выдерживание озими в условиях низкой температуры, подавляющих развитие вегетативных органов, ценно для стеблеобразования как энергией, освобождающейся при сжигании запасов, так и накоплением дезассимилятов.

Такое представление является в известной мере противоположным взглядам Гасснера, придающего решающее значение именно ослаблению диссимиляции благодаря низкой температуре. Подтверждение своим представлениям Толмачев видит в наблюдавшемся им некотором параллелизме между степенью увлажнения семян и продолжительностью их пребывания на холоду и склонностью полученных из этих семян растений к образованию плодущих стеблей.

Но эти наблюдения отнюдь не решают вопроса, так как они вполне могут быть согласованы и с иными гипотезами, например, с тем же Гасснером.

Широко известен у нас особый подход к разбираемому вопросу, выдвинутый проф. Максимовым. Максимов, опираясь на исследования, проведенные совместно с Поярковой (6) и Кроткиной (7), заключил, „что основным различием между озимыми и яровыми является присутствие или отсутствие у них особого фактора, тормозящего переход в репродуктивную стадию“. Непосредственному исследованию природы этого „внутреннего тормаза“, присущего озими и устраняющегося при воздействии определенных температурных и световых условий, был посвящен опубликованный в 1931 г. „Опыт выяснения внутренней причины задержки выколашивания у озимых“ Т. Красносельской-Максимовой (4).

Беря полуозимый овес *Avena byzantina* № 1732, Т. А. Красносельская-Максимова вводила в его семена кашицу из растертых частей озимой пшеницы и наблюдала при этом заметную задержку выколашивания и снижение процента выколосившихся растений. Т. А. приводит таблицы опытов, из которых видно, что введение такой же кашицы, предварительно прогретой 5—15 минут на водяной бане, или введение кашицы из растертых частей яровой пшеницы, хотя и вызывает некоторое угнетение колошения, но уже с значительно меньшим эффектом действия. Аналогичные опыты задержки выколашивания у яровой пшеницы Маркиз под влиянием кашицы из озими Т. А. не удались, но было установлено замедление в ходе диференцировки конуса нарастания.

Основываясь на этих наблюдениях, Красносельская-Максимова делает общий вывод, что „озимые пшеницы содержат вещество характера гормона, которое задерживает плодоношение и является тем тормазом, который, главным образом, и обусловливает отличие озимых растений от яровых“.

Если эта гипотеза верна, то „яровизацию“ можно рассматривать, как постепенное разрушение, исчезновение „гормона озимости“. В работе Красносельской-Максимовой имеется один факт, который как будто говорит в пользу этого предположения. Введение в эндосперм овса кашицы из проростков озимой пшеницы Кооператорки, выдержанных шесть недель при 0°, задержало развитие овса лишь на 5 дней, в то время как кашица из нормальных проростков той же Кооператорки вызвала задержку выколашивания на 2 недели. Ослаб-

ление тормозящего действия можно здесь истолковать как показатель уменьшения концентрации или активности „гормона озимости", под воздействием холода.[1]

Однако, в данных Красносельской-Максимовой мы, вообще, обнаруживаем очень значительные вариации. В другом ее опыте мы видим задержку выколашивания при введении такой же кашицы из нормальных проростков Кооператорки всего на 7 дней. Введение кашицы из яровой пшеницы и даже из того же овса также вызывает сдвиги в сроках выколашивания, причем под влиянием, например, одной и той же кашицы из яри Маркиз наблюдается — ускорение появления первой метелки по сравнению с контролем —7 дней, и наоборот, задержка появления последней метелки +7 дней. Наличие подобных колебаний заставляет не только отказаться от использования вышеприведенного опыта с Кооператоркой, но и с некоторым сомнением отнестись к правильности общего вывода Красносельской-Максимовой. Высказав уже в другом месте (Серейский, 9) ряд принципиальных возражений против исходной методологической позиции этого исследователя, мы считали себя обязанными произвести и экспериментальную проверку выводов, которые можно сделать из выдвинутой им гипотезы.

Согласно этой гипотезе можно было бы ожидать, что введение вещества озими в яровизованный посевматериал вызовет задержку в развитии последнего: содержащийся в озими „гормон озимости" (который по представлению Т. А. должен легко распространяться в ткани эндосперма) затормозит выколашивание. С целью детальной проверки этого предположения нами были проведены нижеследующие опыты.

Объектом для опытов была избрана озимая пшеница Ferrugineum 1316/2.[2] Яровизация — при 0—2° и увлажнении 40 *см*³ воды на 100 *г* воздушно-сухих семян. Контроль увлажнялся несколько сильнее — за 2—4 дня до постановки опыта. К началу опыта и яровизованные и контроль имели уже маленькие корешки и начали пробиваться колеоптили.

Опыт I. По 100 зародышей яровизованных и контроля растерты в фарфоровых ступках с небольшим добавлением воды. Часть кашицы из каждой порции прогрета на водяной бане 15 минут. После этого произведена операция по методике Красносельской-Максимовой (4) с заменой части эндосперма яровизованного и не яровизованного посевматериала соответствующей кашицей — согласно приводимой схеме (табл. 1)

С 14/VI по 20/VIII высаженные в обычные цветочные горшки растения находились на открытом воздухе, для ускорения выколашивания освещались по ночам 2 лампами по 500 w; с 20/VIII перенесены в оранжерею, также освещавшуюся по ночам электричеством. Последнее наблюдение, проведенное уже в декабре, когда все яровизованные варианты уже были учтены и стояли сухими, показало, что к этому времени началось стеблевание и у всех неяровизованных вариантов, а в вазонах № 15 и № 12 даже развились по 2 тощих колоса. Таким образом, избранная нами форма оказалась

---

[1] По данным Лысенко (8) для полной яровизации Кооператорки нужно выдержать ее „посевматериал", т. е. начавшие расти семена, при 0—2° в течение 45 дней.

[2] Семенной материал получен при товарищеском содействии В. А. Долгушина из лаборатории физиологии растений Украинского института селекции.

ТАБЛИЦА 1

Опыт 1. Яровизация 19/IV — 13/VI. Посев 14/VI 1933.

№ горшка	Вариант	Количество растений	Наблюдения над развитием растений			
			14/VII	25/VII	29/VII	15/VIII
3	Неяровиз. контроль	15	Кущение, трава	Трава	Трава	Трава
6	„	15	„	„	„	„
7	Яровиз. контроль	15	У 13 растен. нач. стеблевание	Хорошо развитой стебель. Нач. выколашивание	7 колосьев	16 колосьев, 1 трубка, 4 заметных молодых побега
9	„	15	Нач. стеблевания	Нач. выколашивания	5 колосьев	14 колос., 1 трубка, 1 молод. побег
16	Неяровиз. + кашица неяровиз.	15	Трава	Трава	Трава	Трава
5	„	15	„	„	„	„
12	Яровиз. + кашица яровиз.	15	У 12 растений заметн. стеблевание, у 3 слабое	Хорошо развитые стебли. Начинается выколашивание	2 колоса, вылезшие наполовину	11 колосьев 2 трубки, 21 молод. побег
8	„	12	У 10 заметное стеблевание	„	3 колоса вылезшие наполовину	12 колосьев 3 молод. побега.
4	Неяровиз. + кашица яровиз.	16	Трава	Трава	Трава	Трава
15	„	14	„	„	„	Трава. Выделяется более интенсивной окраской и большим развитием листвы
2	Яровиз. + кашица неяровиз.	15	Все растения перешли к стеблеванию	Началось выколашивание	6 колосьев	13 колосьев, 30 молодых побегов
10	Яровиз. + кашица неяровиз.	15	Все растения перешли к стеблеванию	Началось выколашивание	5 колосьев	14 колосьев, 29 молодых побегов
14	Неяровиз. + прогретая кашица яровиз.	15	Трава	Трава	Трава	Трава
13	„	15	„	„	„	Трава. Немного выделяется большим развитием листвы
11	Яровиз. + прогретая кашица не яровиз.	11	Все растения перешли к стеблеванию	Трубки с ясно обозначившимися вздутиями, содержащими колос	3 колоса 4-й вылез лишь наполовину	11 колосьев, 18 молодых побегов
1	„	12	„	„	5 колосьев	12 колосьев, 15 молодых побегов (2 уже близки к колошению

в условиях нашего опыта не типично озимой, но чрезвычайно „поздне-спелой“.[1]

Из вышеприведенного протокола наблюдений (см. ту же таблицу 1) видно, что:

1) введение кашицы из нояровизованных зародышей в яровизованный посевматериал и обратно—как свежей, так и прокипяченной, не оказало никакого влияния на сроки выхода в трубку и выколашивания. Растения из оперированных яровизованных семян выколосились одновременно с неоперированными; оперированные не яровизованные пошли в трубку лишь через три месяца после выколашивания яровизованных и также почти одновременно со своим контролем;[2]

2) самая операция замены части эндосперма кашицей из зародышей не только не угнетает растения, но даже стимулирующе действует на их кущение—как у яровизованных, так и у неяровизованных (у последних наблюдается, в среднем, на одно неоперированное растение—2-3 побега, на одно оперированное — 3-4 побега).

Опыт 2. Вместо обмена кашицей из растертых частей произведена операция обмена живых половинок. Начавшие прорастать яровизованные и неяровизованные семена разрезрлись поперек бритвой, поверхности разреза смачивались, соответствующие половинки склеивались между собой смоченными поверхностями (настолько крепко, что когда случалось их уронить на пол—они не разваливались); снаружи линия соприкосновения обмазывалась слоем густой гипсовой кашицы. Подготовленный таким образом посевматериал был помещен в чашки Петри и на другой день высажен в ящики с почвой. Опыт проведен в лаборатории; к слабому дневному освещению из окна (дело было зимой) добавлено непрерывное освещение 4 лампами по 200 w. Схема и протокол опыта приведены в таб. 2.

Незадолго до выколашивания у опытных растений началось массовое отмирание листьев на главных побегах, связанное, повидимому, с неблагоприятными условиями культуры в лабораторном помещении и при искусственном освещении,—поэтому пришлось поспешить с уборкой, не дожидаясь выколашивания. Но зато при уборке было проведено исследование состояния конусов нарастания и учтены более или менее диференцированные зачаточные колосья—метод, которым широко пользуются как Красносельская-Максимова (10), так и Т. Д. Лысенко для определения степени яровизованности. Результаты получены вполне четкие.

Все побеги, развившиеся из яровизованных зародышей, как главные, так и боковые, образовали более или менее диференцированные зачаточные колосья и стебли. Все побеги, развившиеся из неяровизованных зародышей, остались на вегетативной стадии („трава“). На нашем рисунке представлен вариант 4—точная зарисовка двух растений, полученных из зерна, склеенного из яровизованной и неяровизованной половинок: одно растение уже собирается выбросить колос (находящийся во вздутии трубки), который достигает уже 5 *см* в длину, ясно выраженный зачаточный колос имеется уже и

[1] Возможно, что сказалось влияние непрерывного освещения, подобно тому, как это получилось у Чайлахяна см. его недавно опубликованную в Докл. Акад. наук СССР (Нов. сер. № 5 за 1933 г) статью.

[2] Точный учет сроков выколашивания и стеблевания и их сравнение—в зимние месяцы—мы провести уже не смогли из-за неблагоприятных условий для роста злаков, создавшихся к этому времени в оранжерее.

ТАБЛИЦА 2

Опыт 2. Яровизация 13/XII—24/1 Посев 2/51 1933

№ групп	Вариант	Количество высажен. зерен	Количество всходов	Протокол уборки 28 марта: Внешний вид растения	Протокол уборки 28 марта: Состояние конуса нарастания	Средний живой вес 1 растения
1	Не яровиз. контроль—целые зерна	15	15	Трава. Начало кущения. Стебли не длиннее 1,5 *см.*	Конус—меньше булавоч. головки, слабо диференцированный	0,86
1	То же	30	30	То же	То же	—
2	Яровиз. контроль—целые зерна	15	15	Основн. стебель дл. 25—28 *см.* и оканч. колосом. У всех растений еще по 1-2 молодых побега, также переходящих к стеблеванию	Конус основного побега развился в хорошо сформированный колос, длиною около 3 *см,* уже находящийся близ выхода из трубки. К. молодых побегов имеют вид зачаточного колоса до 1—3 *мм* длиной	0,51
2	То же	30	30	То же	То же	—
3	Не яровиз.—из 2 половинок с зародышами	30	59	Трава	—	—
4	Не яровиз.+ +яровиз.—обе половинки с зародышами	30	56	Растения располож. попарно: одно имеет хорошо развитый стебель и боковые побеги, другое—травянистого вида. Развиты они или одинаково, или не яровизованное сильнее яровизованного. Листья неяровиз. гораздо длиннее яровизованного	Всходы яровизованных половинок содержат хорошо сформированные, но еще не вышедшие наружу колосья. В молодых побегах также уже есть зачаточные колосья. Всходы не яровизованных половинок не обнаруживают никаких признаков диференцировки конуса	0,24
5	Яровиз.+ яровиз. Обе половинки с зародышами	30	60	Основной стебель длиной 13—?8 *см.*, оканч. колосом. Почти у всех растений имеются молод. боковые побеги, также переходящие к стеблеванию	Все растения, даже наиболее слабо развитые—карликовые—содержат колосья длин. до 3 *см.*, готовящиеся к выходу из трубки. Молодые побеги содержат довольно дифер. зачаточн. колосья	0,19
6	Не яровиз. +не яровиз. Одна с зародышем, другая—без	30	30	Трава. Кущения не наблюдается. Стебли не длин. 1 *см*	Конус меньше булавочной головки слабо диференцированный	0,41

№ групп	Вариант	Количество высажен. зерен	Количест. всходов	Протокол уборки 28 марта		Средний живой вес 1 растения
				Внешний вид растений	Состояние конуса нарастания	
7	Не яровиз. с зародышем + яровиз. без зародыша	30	30	То же	То же	0,40
8	Не яровиз. без зародыша + яровиз. с зародышем	30	30	Основн. стебель оканчивается колосом. У всех растений имеются боковые побеги, также начинающие стеблеваться	Конус основн. побега развился в колос длин. 2—3,5 *см*. находящийся еще внутри листов. трубки. К. боковых побегов—более или менее дифер. зачаточн. колосья.	0,34
9	Яровиз. с зародышем + яровиз. без зародыша	30	28	Основной стебель длин. 28,5 *см* и оканчив. колосом. Все растения образуют по 1—3 боков. побега длиною до 10 *см*	Конус основного побега—развитой колос, еще находящийся внутри трубки. У боковых побегов—зачаточные колосья	0,50

в молодом боковом побеге; конус нарастания другого растения виден лишь при увеличении и не обнаруживает никаких признаков диференцировки (рис. 1).

Итак, и в этом опыте не наблюдается никакого специфического взаимовлияния озими или яри. Свойства „озимости" и „яровости" оказались строго локализованными в половинках, содержащих соответствующие зародыши. Тому, кто не видал описанных растений, естественно усомниться — а был ли там вообще обмен веществ между склеенными половинками, не образовалось ли на склее какой-либо непроницаемой корочки? Против этого говорят прежде всего непосредственные наблюдения: вынимая из земли при уборке растений все еще склеенные, но уже по большей части значительно опорожненные половинки, мы ни в одном случае никакой корочки или пленки между ними не заметили. Зародыши одной половинки использовали запасы другой— об этом можно заключить и по бóльшему росту и живому весу растений, развившихся из зерна, составленного из двух половинок с одним зародышем (0,34—0,50 *г*), в сравнении с растениями, развившимися из зерна, составленного из двух половинок с двумя зародышами (0,19—0,24 *г*).

Вышеизложенные опыты совершенно определенно свидетельствуют против существования „гормона озимости" с теми свойствами, которые ему приписывает Красносельская-Максимова, — гормона, который мог бы быть легко механически извлечен из зародыша и легко бы распространялся диффузным путем через ткань эндосперма.

Наоборот, результаты наших опытов вполне согласуются с другой новой концепцией вопроса, которая как-то не встречает особого сочувствия среди физиологов. Это—концепция Т. Д. Лысенко (11),

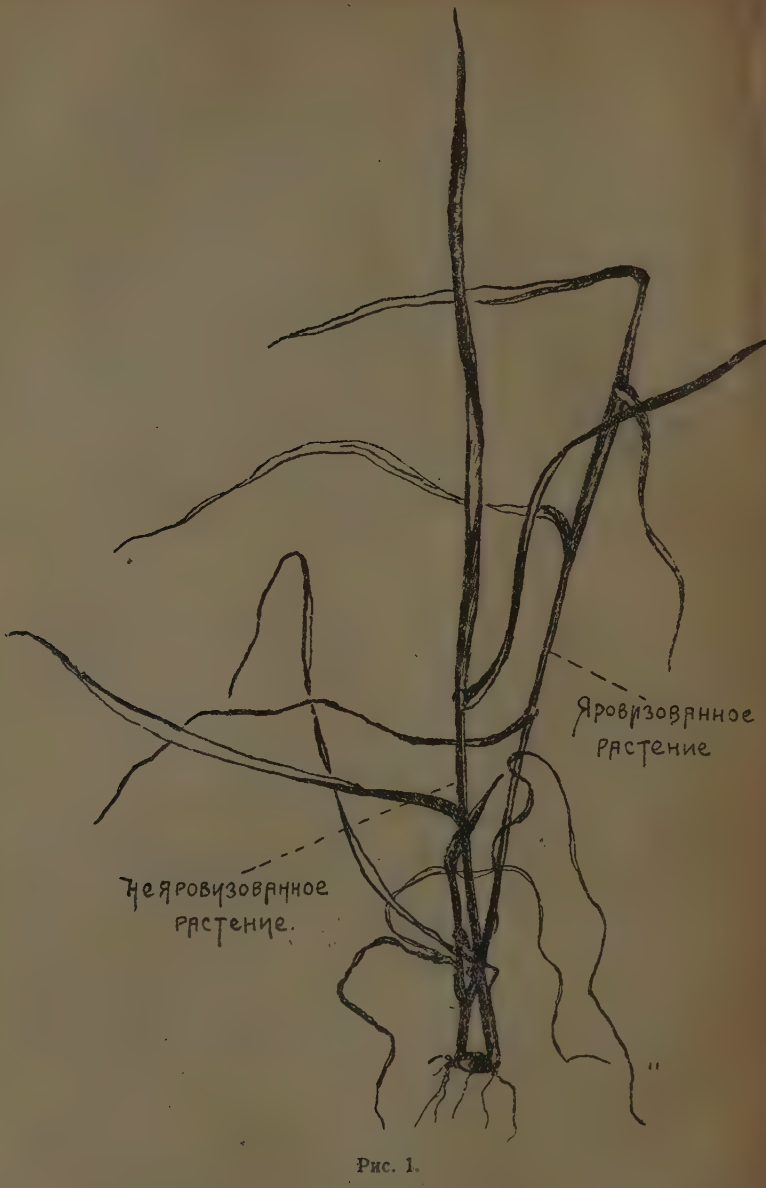


Рис. 1.

который связывает яровизованность растения со сложными изменениями, происходящими в меристематической ткани, — изменениями, которые не могут передаваться просто через выжимки или кашицу из растертых клеток, но могут распространяться и обусловливать развитие определенных морфологических структур лишь путем размножения, роста и диференцировки клеток этой „яровизованной“ ткани.

На изучение этих локализованных изменений и должно быть обращено основное внимание. К этому вопросу мы надеемся вернуться в одном из следующих сообщений.

Москва.
Ботанический сад МГУ.
Январь. 1934

Литература

1. Gassner G. Beiträgez physiologischen Charakteristik sommer- und winters-annueller Gewächse, insbesondere der Getreidepflanzen. Zeitschrift f. Botanik 10 (1918) 417—480. 2. Klebs G. Ueber das Verhältnis der Aussenweltz. Entwicklung der Pflanzen. Sitzungsber. d. Heid. Ak. d. Wiss., Math.—nat. Kl. Abt. B. (1913) Heidelberg.—3. Волков М.А. Влияние проращивания в растворах сахаров и глицерина на дальнейшее развитие некоторых культурн. растений. Тр. Пр. Бот., Сер. III, 3 (1933) 131 — 139.—4. Красносельская-Максимова. Т. А. Опыт выяснения внутренней причины задержки выколашивания у озимых. Тр. Пр. Бот. XXVII, 5 (1931) 113—127.—5. Толмачев М. И. К вопросу о физиологической природе стеблеобразования у озимой и сахарной свекловицы. Тр. всес. съезда по ген., сел. III (1929) 539—551.—6. Максимов Н. А. и Пояркова А. И. К вопросу о физиологической природе различий между яровыми и озимыми расами хлебных злаков. Тр. Пр. Бот. XIV, 1 (1924—1925) 211—232.—7. Максимов Н. А. и Кроткина М. А. Исследования над последействием пониженной температуры на длину вегетационного периода. Сообщение I. Тр. Пр. Бот. XXIII, 2 (1929—1930) 427—473.—8. Краткая инструкция по яровизации различных сортов пшениц. Укр. инст. селекции. Одесса. 1932.—9. Серейский А. Проблема индивидуального развития в освещении современной физиологии растений и работы т. Лысенко. За маркс.-лен. естествозн. 5—6 (1932) 22—55.—10. Красносельская-Максимова Т. А., Бровцына В. Л. и Котельникова О. Л. Распознавание озимых и яровых форм хлебных злаков в лабораторных условиях. Тр. Пр. Бот., Сер. III, 3 (1933) 165—170.—11. Лысенко Т. Д. Основные результаты работ по яровизации сельскохозяйственных растений Бюлл. яровизации. 4 (1932) Одесса.

A. SEREISKY und SLUDSKAJA

Zur Frage nach dem Wesen der Verkürzung der Vegetationsperiode bei den Getreidearten (Vernalisation)

I. Existiert ein Wintergetreidehormon?

Gemäss der 1931 von Krasnosselskaja-Maximowa veröffentlichten Hypothese enthält das Wintergetreide einen hormonähnlichen Stoff, der die Fruchtbildung verzögert nnd jene Hemmvorrichtung darstellt, welche hauptsächlich den Unterschied zwischen Sommer- und Wintergetreide bedingt. Von diesem Standpunkte aus kann der Vernalisationsprozess des Wintergetreides als Zerstörung oder Inaktivierung des hemmenden Wintergetreidehormons betrachtet werden. Die Einführung in das zu vernalisierende Saatgut des Wintergetreidestoffes müsste dagegen die Aehrenbildung verzögern.

Um diese Annahme nachzuprüfen, führten die Verfasser einen aus den Keimen vernalisierter Samen bereiteten Brei in das Endosperm nicht vernalisierter Samen ein,und umgekehrt. In einige Varianten wurde ein frischer, in andere dagegen ein durch Kochen in Wasserdampf abgetöteter Brei eingeführt. Zum Kontrollversuch wurden vernalisierte Varianten + Brei aus vernalisierten Keimen und Wintergetreide + Brei aus den Wintergetreidekeimen verwendet. Der Ersatz eines Endospermteiles durch den Brei aus, den Keimen übte auf die Pflanze nicht nur keinen hemmenden Einfluss aus sondern schien die Bildung von Adventivsprossen eher zu stimulieren. Somit hat die Einführung sowohl von frischem wie gekoch-

tem Brei aus nicht vernalisierten Keimen in das vernalisierte Saatgut und umgekehrt, überhaupt gar keinen Einfluss auf die weitere Entwicklung — die Termine der Bestockung und des Aehrenschiessens gehabt: Pflanzen, die wir aus den vernalisierten und der Operation unterworfenen Samen erhielten, bildeten Aehren zu derselben Zeit wie die nicht operierten; bei den nicht vernalisierten operierten Pflanzen begann die Halmbildung erst dann, als die vernalisierten bereits seit etwa drei Monaten ihre Aehren entwickelt hatten, und dabei fast zu gleicher Zeit mit den Kontrollpflanzen.

Desgleichen konnten keine spezifischen Wechselbeziehungen zwischen Winter- und Sommergetreide auch bei Zusammenfügen zweier verschiedener Samenhälften — einer vernalisierten und einer nicht vernalisierten — wahrgenommen werden. Auf Abb. 1 sind zwei Pflanzen wiedergegeben. Die aus der vernalisierten Hälfte erhaltene Pflanze hat schon Halme gebildet und beginnt eben das Aehrenschiessen, dabei ist eine kleine Aehrenanlage sogar an einem jungen Seitenspross zu sehen. Die aus der nicht vernalisierten Hälfte des Samens gekeimte Pflanze hat noch eine grasartige Beschaffenheit und lässt noch gar keine Differenzierung des Vegetationkegels erkennen. Irgendwelche Verschiebungen der Entwicklungstermine sind auch bei diesem Versuche nicht beobachtet worden.

Die Verfasser sind der Ansicht, dass die erhaltenen Ergebnisse als Gegenbeweis des Vorhandenseins eines besonderen Wintergetreidehormons mit den demselben von Krasnosselskaja-Maximowa beigelegten Eigenschaften anzusehen sind — eines Hormons, das dem Keime mechanisch leicht entnommen und durch das Endospermgewebe diffus leicht verbreitet werden kann. Mit der neuen, von T. D. Lyssenko vorgeschlagenen Auffassung stimmen diese Ergebnisse dagegen vollständig überein. T. D. Lyssenko stellt die Vernalisation der Pflanzen in Zusammenhang mit im Meristem stattfindenden komplizierten Veränderungen, die sich nicht einfach durch ausgepressten Stoff oder durch aus zerkleinerten Zellen bereiteten Brei übertragen lassen, sondern nur auf dem Wege der Vermehrung, des Wachstums und der Differenzierung der vernalisierten Meristemzellen eintreten und die Ausbildung einer bestimmten morphologischen Struktur veranlassen können.

ТОМ 19 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1934 № 4
TOME 19 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1934 № 4

Ю. П. ВАСИЛЬЕВ.

К изучению влияния секреции рыльца и семяпочки на прорастаемость пыльцы некоторых растений

Предварительное сообщение. Из работ лаборатории физиологии Научно-исследовательского института плодоводства им. Мичурина.

С 1 рисунком

(Получено 19/III 1934)

Особенности репродуктивной или гаплоидной стадии развития растения имеют большое практическое значение в растениеводстве, и особенно в плодоводстве, так как являются частью тех условий, которые определяют урожайность растений. Например, среди различных сортов яблонь и груш мало встречается самофертильных форм. Это вынуждает нас к поискам комбинаций взаимно-оплодотворяющих сортов.

Существующие полевые методы изучения сортовой стерильности и фертильности очень громоздки и трудоемки. Кроме того, данные различных исследований относительно одного и того же сорта, полученные полевым методом, расходятся между собой. Повидимому, на явление стерильности и фертильности оказывает большое влияние целый ряд факторов. Эти факторы — периодичность плодоношения, действие подвоя и комплекс почвенных и климатических условий. Все эти факторы могут повлиять в различной мере на одни и те же сорта, изученные различными исследователями, что вызовет расхождение в результатах опытов. Кроме того, Аухтер (Auchter E. A., 2), Браншейдт (Branscheidt R., 4) и Пашкевич В. В. (15) отмечают часто встречающуюся генетическую неоднородность сортов. Эта неоднородность существует вследствие того, что с течением времени появляются почковые мутации или сеянцы, которые воспроизводят морфологические признаки родительских форм и фигурируют под тем же названием; однако внутренние их свойства различны, в этом убеждает нас опыт Браншейдта (4) с сортом Ренет Ландсберга.

Последние предположения ставят нас перед необходимостью изучать стерильность и фертильность одних и тех же сортов в условиях различных районов. На практике это означает необходимость изучить все маточные фонды наших питомников, с тем чтобы каждый питомник выпускал свою продукцию с характеристикой ее особенности в отношении стерильности и фертильности. Это в свою очередь представляет большую трудность, так как существующий полевой метод требует больших затрат труда и средств. Мысль о замене полевого метода лабораторным не нова. Исследования прорастаемости пыльцы в искусственных средах ведутся давно. По этому вопросу

собран значительный материал (см. сводку Дорошенко А.В., 7). Данные о прорастаемости пыльцы в искусственных средах позволяют до некоторой степени судить о жизнеспособности пыльцы. Жизнеспособность пыльцы является необходимым (хотя и не единственным) условием фертильности или успешного оплодотворения высших растений. Другим важным условием оплодотворения растений является наличие комплекса особых физиолого-анатомических свойств пестика в целом, позволяющего пыльце прорасти на рыльце, пыльцевым трубкам проникнуть в глубь столбика и через пыльцевход к зародышевому мешку, где происходит процесс оплодотворения.

Стерильность, зависящая от дефективности пыльцы и ее нежизнеспособности для плодовых, довольно легко определяется проращиванием в искусственных средах.

Последнее условие, обусловливающее фертильность или физиологическую совместимость, представляет наибольшую трудность для своего изучения в лабораторной обстановке. Влияние рыльца на тропизм прорастающих пыльцевых трубок было отмечено Молишем (Molisch H.,14). В 1893 г. Циглер и Браншейдт (Ziegler A. und Branscheidt P.,18) поставили подобного рода опыты с различными сортами яблони и сделали практические выводы. Они считали, что если рыльце одного сорта стимулирует прорастание в сахарном растворе пыльцы другого сорта, то это указывает на фертильность данной комбинации сортов. Наоборот, при отрицательном действии рыльца, комбинация считалась стерильной. Камля (Kamlah H., 9) и Сюбаров (по сводке Пашкевича, 15) повторили подобного рода опыты, сопоставляя их с данными полевых опытов. Никакого соответствия между данными лабораторного и полевого опытов не наблюдалось. Вернее, отдельные случаи совпадений тонули в массе случаев противоречий, что приводило к безнадежному выводу. Последняя работа Козьманова и Хоментковского (12) устанавливает выражение фертильности в положительном тропизме пыльцевых трубочек, а выражение стерильности — в отсутствии тропизма или в отрицательном тропизме. Правда, последние авторы очень осторожны, и характеризуют свои выводы, как предварительные.

В то же время работы Найта (Knight L. J.,10), Асами (Asami Y., 1), Крэйна (Crane M. B.,5) и других авторов явственно показывают, что бывают случаи стерильности, когда пыльца нормально прорастает на рыльце, пыльцевые трубки проникают в глубь столбика, но на небольшом расстоянии от семяпочки трубка приостанавливает свой рост и оплодотворения не происходит. Это показывает, что в явлениях стерильности рыльце и его секреция не являются единственным условием успешности оплодотворения. Не меньшую, если не большую роль играет секреция семяпочки [см. так же работу Крейна и Лоуренса (Crane M. B. and Lawrence W. J., 6)]. С другой стороны, есть методические указания Браншейдта (3), что при испытании влияния секреции рыльца на прорастаемость пыльцы, плоскость среза рыльца надо изолировать от искусственной среды. В противном случае вытекающий клеточный сок, протоплазма и продукты ее распада затушевывают влияние секреции рыльца.

Как мы видим, разработка теоретически возможного лабораторного метода определения фертильности на практике упирается в разработку техники этого метода и в разработку детальной методики. Наша работа посвящена такому детальному изучению влияния секреции рыльца и семяпочки на прорастаемость пыльцы в искусственной среде, с испытанием различных технических и методических

приемов постановки опыта. Эта работа является предварительной ступенью к разработке лабораторного метода определения стерильности и фертильности у плодовых, а поэтому в качестве объектов были выбраны рано цветущие травянистые растения.

На основе изучения методики и техники лабораторного опыта было проведено исследование явлений стерильности и фертильности различных сортов плодово-ягодных растений, которое будет опубликовано особо. После изучения плодово-ягодных растений было проведено изучение тем же методом некоторых видов лилий, являющихся объектами гибридизаторской работы И. В. Мичурина. Эти объекты представляют интерес в связи с тем, что при изучении лилии мы имеем возможность сравнить результаты лабораторного опыта и искусственного скрещивания, в то время как для других травянистых растений мы не имели возможности параллельно проводить опыты по искусственному скрещиванию.

Вся эта работа была проведена весной 1933 г. и кроме того по лилиям несколько опытов было проведено весной 1932 г. Она носит рекогносцировочный характер.

В разработке методики и схем опытов принял участие руководящими указаниями и консультацией руководитель кафедры ботаники Института плодоводства им. И. В. Мичурина — Проскоряков Е. И.

В работе приняли также участие студенты Института плодоводства им. И. В. Мичурина, члены кружка по изучению достижений И. В. Мичурина: Будаговский, Лобанов, Лунев, Никольский, Пудовкин, Тимошина и Ценилова.

Материал и метод

Объектами изучения служила цветочная пыльца следующих видов: *Scilla sibirica* Andr. *Pulmonaria officinalis* L., *Corydalis solida* Sm., *Corydalis Marschalliana* Pers., *Gagea lutea* Ker-Gawl., *Gagea minima* Ker-Gawl., *Ranunculus ficaria* L., *Viola hirta* L., *Viola arenaria* D. C., *Anemone ranunculoides* L., *Draba repens* M. B., *Lilium dahuricum*, *Lilium Szovitsianum* Fischet Lall., *Lilium concolor*, *Hemerocallis flava* L. и гибрид Мичурина — фиалковая лилия (*L. Szovitsianum* Fisch. & Lall.$\times$*L. Thundbergianum* Schult.).

Сбор пыльцы дикорастущих видов производился следующим образом: растения с бутонами, приготовившимися к раскрытию, или с раскрывающимися цветами выкапывались с корневой системой, в ботанизирке переносились в лабораторию и здесь помещались в стаканчики с водой. Бутоны лилии до раскрытия изолировались марлевыми мешочками. Вскоре после раскрытия цветы снимались, переносились в лабораторию, где помещались в стаканчики с водой. Пыльца, за исключением особых случаев, испытывалась в свежесобранном виде (без подсушивания).

В литературе нет указаний относительно оптимальных сред для проращивания пыльцы вышеуказанных видов (если не считать указаний относительно *Viola hirta L.* и *Scilla sp.* в сводке Дорошенко). Поэтому перед нами встала задача предварительно подыскать оптимальную среду для проращивания пыльцы каждого вида. Материалом служил обычный продажный сахарный песок, безводная глюкоза, желатина и агар-агар. Сахарный раствор 30% концентрации заготовлялся в качестве основного перед началом опытов и служил в течение всех опытов без порчи. Этого мы добились соблюдением обычных в микробиологической практике мер предосторожности (стерилизация раство-

ров и пипеток) при приготовлении, хранении и взятии проб для разводки.

Проращивание пыльцы велось по обычной методике посева пыльцы в висячую каплю на покровном стекле, капля помещалась во влажную камеру, влажные камеры помещались на рассеянный свет на столике в лаборатории, температура лаборатории колебалась незначительно (10—12°С) во время опытов с дикорастущими объектами и 18—20°С при исследовании пыльцы лилии. Повторность 2- и 3 -кратная. В каждой повторности подсчет велся в пяти пунктах. Продолжительность опыта 22—26 часов. Случаи отклонения от этой методики будут оговариваться в каждом таком случае.

Прорастаемость пыльцы характеризуется средним процентом прорастания, качественной характеристикой длины пыльцевых трубок; в вариантах с рыльцем или семяпочкой подсчитывался процент пыльцевых трубочек, показывающих положительный, отрицательный тропизм и безразлично растущих по отношению к рыльцу или семяпочке. В целях оценки достоверности процента прорастания, кроме среднеарифметического (M) приводится и его средне-квадратическое отклонение (m)[1] При характеристике длины пыльцевых трубок условно принята следующая градация: трубочки очень короткие (оч. кор.) — не больше 1 диаметра пыльцевого зерна, трубочки короткие (кор.) — не больше 3-4 диаметров зерна, трубочки средней длины (ср.) не больше 10 диаметров зерна, трубочки длинные (дл.) — 10—20 диаметров зерна, трубочки свыше 10—20 диаметров зерна относились к очень длинным (оч. дл.). При записи указывались все встречающиеся случаи длины пыльцевых трубок без учета процента соотношения между ними. Элементы учета можно было бы уточнить в смысле измерения длины и учета процента соотношения между трубками различной длины, но это упирается в загромождение опыта, и не является столь необходимым (см. работу Ро, 16).

Что касается изучения влияния рыльца и семяпочки в комбинации перекрестного опыления, то мы брали материал с объектов, удаленных друг от друга в смысле произрастания в тех случаях, когда растение имеет способность вегетативного размножения. Для *Pulmonaria officinalis* L. в случае изучения комбинации перекрестного опыления брались растения с разностолбиковыми цветами.

Техника выделения рыльца и семяпочки была следующая. Рыльце срезалось с кусочком столбика. Семяпочка осторожно без повреждения выделялась из завязи при помощи трехугольного ланцетика и иглы. И то и другое тотчас по выделении и добавочных манипуляций в случае изоляции среза рыльца вносились в каплю среды, и сюда же производился посев пыльцы.

Опыты с пыльцой Scilla sibirica Andrz.

Первой была испытана пыльца *Scilla sibirica* Andrz в сахарном растворе 5%, 10% и 15% концентрации. В 5% сахарном растворе наблюдалось единичное прорастание, в варианте с 10% сахарным раствором все три капли оказались подсохшими, так как покровные стекла по неосторожности были сдвинуты, в 15% сахарном растворе средний процент прорастания $(M \pm m) = 8,4 \pm 1,6$. Предполагая, что 5 и 15% сахарные растворы представляют собой крайние точки, а оптимальной концентрацией яв-

[1] Нам это представляется чрезвычайно необходимым в виду абсолютной невозможности взять в каждом варианте равное число пыльцевых зерен для опыта.

ляется 10% раствор сахара, нами был заложен ориентировочный опыт по влиянию секреции рыльца и семяпочки в растворе именно этой концентрации. Так как растения были собраны в целях испытания пыльцы и посажены были все вместе в один стаканчик, то нет гарантии того, что в этом опыте была взята комбинация перекрестного опыления,[1] несмотря на то, что пыльца бралась из пыльников одной особи, а рыльце и семяпочка из цветов другой особи. Срез рыльца изолировался вазелином. Само рыльце никаким сдавливаниям не подвергалось. Результаты опыта показаны в табл. 1. Подсчеты производились через 9 часов после посева. В варианте „пыльца А + рыльце В“ прорастание пыльцы было отмечено еще через 3 часа после посева. Мы видим, что семяпочка почти не стимулирует прорастания пыльцы, тормозя развития трубочек в длину. Положительное действие секреции ярко сказалось как на прорастании пыльцы, так и на длине и тропизме пыльцевых трубок.

ТАБЛИЦА I

№ по порядку	Варианты опыта	Процент прорастания ($M \pm m$)	Длина пыльцевых трубок	Тропизм пыльцевых трубок		
				+	—	0
1	Пыльца А	Единичное прорастание	Ср.			
2	Пыльца А + рыльце В .	17,8 ± 2,2	Кор., ср., дл.	45,1	27,4	27,5
3	Пыльца А + семяпочка В	2,8 ± 1,1	Кор.	40,0	40,0	20,0

Единичное прорастание пыльцы в контрольном варианте навело нас на мысль о том, что 10% раствор не является оптимальной средой, и первое предположение было ошибочным. В связи с этим нами был поставлен опыт по выяснению прорастаемости пыльцы в 20 и 30% сахарном растворе. Оказалось, что в 30% растворе не проросло ни одного зерна; в 20% растворе процент прорастания ($M \pm m$) $= 33,7 \pm$ $\pm$ 4,9, пыльцевые трубочки средней длины и длинные. Результаты опыта подтвердили нашу догадку об ошибочности первого предположения относительно оптимальной среды для проращивания. Следующие опыты ставились в растворах 20% концентрации.

Интересно было выяснить действие на прорастаемость пыльцы выделения из места среза и сравнительное действие секреции рыльца и семяпочки в комбинации самоопыления (пыльца, рыльце и семяпочки из цветов одного растения) и комбинации перекрестного опыления (пыльца из цветов одного растения, рыльце и семяпочка из цветов другого растения). Для разрешения этого вопроса был поставлен следующий опыт. Подсчет проводился через 12 часов. Результаты опыта см. в табл. 2.

Контрольный вариант „пыльца А“ был проверен еще раз через 24 часа после посева. Процент прорастания повысился до 8,2 ± 2,4. Пыльцевые трубки короткие, средней длины и длинные. В этом опыте подтвердилась картина, наблюдавшаяся в первом опыте, т. е. рыльце сильно стимулирует прорастание пыльцы по всем показателям. Комбинация самоопыления по стимуляции рыльцем немногим отличается

[1] В следующих опытах мы этого избежали, посадив растения из различных пунктов в разные стаканчики.

ТАБЛИЦА 2

№ вариантов опыта	Варианты опыта	Процент прорастания ($M \pm m$)	Длина пыльцевых трубок	Тропизм пыльцевых трубок		
				+	—	0
1	Пыльца А	4,6 ± 1,7	Оч. кор., кор.	—	—	—
2	Пыльца А + рыльце А	90,2 ± 1,3	Дл., оч. длин.	49,1	12,3	38,6
3	Пыльца А + рыльце А (срез смазан вазелином)	93,2 ± 1,2	Дл., оч. длин.	37,4	12,9	49,7
4	Пыльца А + рыльце В	Единичное непрорастание	Длин.	Преоблад.	—	—
5	Пыльца А + семяпочка А	5,5 ± 2,7	Оч. корот.	—	—	—
6	Пыльца А + семяпочка В	58,9 ± 3,2	Оч. корот., корот., ср.	36,4	22,7	40,9

от комбинации перекрестного опыления. В то же время в присутствии семяпочек наблюдается резкая разница в прорастаемости и длине пыльцевых трубок. Изоляция вазелином почти не сказалась на прорастаемости пыльцы. В этих 2 опытах семяпочка выделялась без семяножки (фуникулюса), но можно выделить и с семяножкой. В следующем опыте мы постарались выяснить влияние на прорастаемость пыльцы наличия семяножки. Это влияние мы хотели проверить при комбинации перекрестного опыления и самоопыления. Исходя из тех соображений, что семяпочки должны быть из цветка одного растения, для комбинации перекрестного оплодотворения пришлось взять пыльцу для цветов другого растения. Таким образом, в опыте получилось два контрольных варианта. В этом опыте тропизм пыльцевых трубок не учитывался, так как большой удельный вес коротких трубок делал этот учет не характерным. Результаты опыта см. в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

№ вариантов опыта	Варианты опыта	Процент прорастания ($M \pm m$)	Длина пыльцевых трубок
1	Пыльца А	11,8 ± 3,2	
2	Пыльца А + семяпочка А с семяножкой	13,6 ± 4,5	Кор.
3	Пыльца А + семяпочка А без семяножки	27,9 ± 6,8	Кор., ср., дл.,
4	Пыльца В	10,9 ± 1,3	
5	Пыльца В + семяпочка А с семяножкой	8,1 ± 1,7	Кор., ср.
6	Пыльца В + семяпочка А без семяножки	17,5 ± 2,2	Оч. кор., кор., ср. и дл.

Присутствие семяножки резко сказалось на прорастаемости пыльцы и длине пыльцевых трубок в отрицательном смысле и притом как в комбинации самоопыления, так и в комбинации перекрестного опыления.

В виду ограниченности периода цветения плодовых возможно в будущем при массовых опытах потребуется заготовка материала для опытов с сохранением его на длительный срок. Пыльцу возможно сохранить на продолжительный срок путем высушивания и соответствующего хранения (см. раб. Козьманова, 11), но можно ли заготовить семяпочки путем высушивания и как это отразится на той секреции, которую они выделяют в свежем состоянии? Для выяснения этого вопроса был поставлен опыт, в котором участвовала пыльца из тех же цветов, что и в предыдущем опыте; также и семяпочки были извлечены из того же цветка, что и в предыдущем опыте. Пыльца и семяпочки подсушивались в термостате в течение суток при температуре 20° С, затем переносились на сутки в эксикатор. Перед заложением опыта эти семяпочки переносились в 20% сахарный раствор, где напитывались раствором, набухали и ослизнялись. затем опыт закладывался как обычно. Результаты см. в табл. 4.

ТАБЛИЦА 4

№ вариантов опыта	Варианты опыта	Процент прорастания $M \pm m$	Длина пыльцевых трубок	Тропизм пыльцевых трубок		
				+	—	0
1	Пыльца А	5,4 ±1,7	Кор., ср.	—	—	—
2	Пыльца А+семяпочка А с семяножкой	3,1 ±1,4	Оч. кор.	—	—	—
3	Пыльца А+семяпочка А без семяножки	6,4 ±1,7	Оч. кор., кор., ср. дл.	0	0	100
4	Пыльца В	45,2 ±2,3	Ср. дл., оч. дл.	—	—	—
5	Пыльца В+семяпочка А с семяножкой	18,2 ±8,2	Кор., ср.	0	0	0
6	Пыльца В+семяпочка А без семяножки	41,18±2,9	Оч. кор., ср., кор., дл.	26,2	19,8	54,8

После высушивания пыльца растения „А“ несколько потеряла свою способность к прорастанию, а пыльца растения „В“, наоборот, довольно значительно повысила. В комбинации самоопыления относительное значение варианта с семяпочкой без семяножки осталось почти то же (некоторое повышение прорастаемости), в то время как при комбинации перекрестного опыления вместо ожидаемого повышения прорастаемости получилось некоторое снижение. Отрицательная роль наличия семяножки и здесь выступает довольно наглядно и даже усиливается по сравнению с предыдущим опытом. Если посмотреть показатели по длине пыльцевых трубок, то оказывается, что показатели почти не изменились, а если и изменились, то в сторону уменьшения длины (варианты 2, 3 и 5). Интересно отметить, что после 24 часов проращивания, а частично и до срока наблюдения, пыльцевые трубки усиленно разрушаются. Это явление наблюдалось и в присутствии свежевыделенных семяпочек, но после подсушки явление значительно усилилось.

В следующем опыте мы схему опыта изменили в том отношении, что пыльца бралась из цветов одного растения, а семяпочки из того же и другого растения. Результаты см. в табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

№ вариантов опыта	Варианты опыта	Процент прорастания $M \pm m$	Длина пыльцевых трубок	Тропизм пыльцевых трубок		
				+	—	0
1	Пыльца А	18,5 ± 2,3	Ср.			
2	Пыльца А+семяпочка А с семяножкой	Единичное	Кор.			
3	Пыльца А+семяпочка А без семяножки	25,0±1,5	Кор., ср., дл., оч. дл.	31,2	23,7	45,1
4	Пыльца А+семяпочка В с семяножкой	Единичное	Кор., ср., дл.			
5	Пыльца А+семяпочка В без семяножки	24,7 ± 2,1	Кор., дл.	41,0	27,3	30,7

В этом опыте, так же как и в предыдущих, наличие семяножки сказалось резко отрицательно на прорастаемости пыльцы. Комбинация само и перекрестного оплодотворения в вариантах с присутствием семяпочки без семяножки дала одинаковые результаты, несколько стимулируя прорастаемость пыльцы. По этой же схеме, по той же методике, что и в предыдущем опыте, был поставлен опыт по влиянию подсушенных семяпочек на прорастаемость подсушенной пыльцы. Результат см. в табл. 6.

ТАБЛИЦА 6

№ вариантов опыта	Варианты опыта	Процент прорастания пыльцы ($M \pm m$)	Длина пыльцевых трубок	Тропизм пыльцевых трубок		
				+	—	0
1	Пыльца А	29,4 ± 1,1	Кор., ср., дл.			
2	Пыльца А+семяпочка А с семяножкой	9,0 ± 1,4	Дл.	26,3	28,9	44,7
3	Пыльца А+семяпочка А без семяножки	19,4 ± 1,2	Кор., ср., дл., оч. дл.	21,1	25,7	53,2
4	Пыльца А+семяпочка В с семяножкой	4,9 ± 0,8		29,0	22,6	48,4
5	Пыльца А+семяпочка В без семяножки	15,7 ± 1,3	Кор., ср.	32,3	22,0	45,7

Этот опыт был поставлен не через 24 часа, а через 4 суток после выделения семяпочки. Наличие семяножки и здесь действовало отрицательно. Подсушенные семяпочки без семяножек несколько угнетали прорастание пыльцы в отличие от свежевыделенных. Прорастание контрольной пыльцы после подсушивания здесь, как и в предыдущих опытах с пыльцой „В", несколько увеличилось.

Одновременно с вышеописанными опытами велось изучение оптимальной концентрации сахарного раствора для проращивания пыльцы. Результаты этих опытов сведены в табл. 7.

Оптимальной концентрацией оказался не 20% раствор сахара, который мы брали в своих опытах, а 22,5%. Характерно, что эта

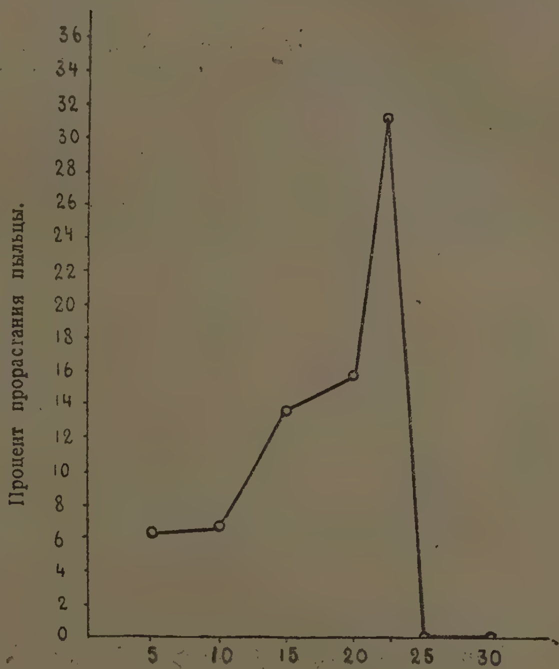
ТАБЛИЦА 7

Концентрация сахарного раствора	5%	10%	15%	20%	22,5%	25%	30%
Процент прорастания пыльцы ($M \pm m$)	6,1 ±0,8	6,8 ± 0,9	13,5 ± 1,4	15,7 ± 1,3	31,4 ± 1,5	0,0	0,0

граница выделяется очень рельефно. Разница в $2^1/_2$% уже вызывает полное непрорастание пыльцы. Особенно резко это выявляется при графическом изображении полученных результатов (см. график 1).

Это показывает, повидимому, на большую однородность пыльцевых зерен, осмотическое давление которых вероятно колеблется от $12^1/_2$ до 17 атмосфер.

В то же время, просматривая результаты опытов, мы видим, что каждая особь *Scilla sibirica* Andrz. имела свои характерные особенности как по прорастаемости пыльцы, так и по отношению к секреции рыльца и семяпочки. Однако, мы воздерживаемся пока делать какие-нибудь обобщения до накопления большего фактического материала. Существующего материала еще не достаточно для того, чтобы защитить гипотезу „Individualstoffe“ или „Linienstoffe“.



Концентрации сахарных растворов.

К этому времени цветение *Scilla sibirica* Andrz. закончилось, и мы вынуждены были прекратить свои опыты над этим объектом и перешли к изучению дальнейших вопросов, пользуясь как объектом *Pulmonaria officinalis* L.

Опыты с Pulmonaria officinalis L.

Изучение прорастаемости пыльцы этого растения в различных сахарных растворах дало результаты, изложенные в табл. 8.

Характерна общая незначительная прорастаемость пыльцы. Оптимальной концентрацией раствора, как и для *Scilla sibirica* Andrz, является

ТАБЛИЦА 8

Концентрации сахарных растворов	5%	10%	12%	15%	20%	22 ½%	25%	30%
Средний проц. прорастания пыльцы .	0,0	2,3±0,6	0,0	0,8±0,4	0,8±0,4	8,5±1,2	0,0	0,0

раствор $22^1/_2$% концентрации. Но в отличие от *Scilla* пыльцевые зерна *Pulmonaria officinalis* L., повидимому, разнородны по своим физиологическим свойствам, так как не дают такой правильной кривой. С другой стороны, это, возможно, говорит о том, что для исследования пыльцы видов, обладающих низкой прорастаемостью, надо брать большее количество пыльцевых зерен, чем то, которое мы брали (400—500 в каждом варианте). К сожалению, мы не имели времени уточнить этот вопрос путем постановки дополнительных опытов и приступили к выяснению ряда вопросов, связанных с влиянием различных способов изоляции среза рыльца на результаты опытов по проращиванию пыльцы в присутствии рыльца. Первый опыт по выяснению влияния рыльца в комбинации само- и перекрестного опыления был поставлен в растворах 5 и 10% концентрации, так как опыт был поставлен еще до выяснения оптимальной концентрации раствора.

В комбинации перекрестного опыления участвовали цветы со столбиками различной длины. Результаты см. в табл. 9.

ТАБЛИЦА 9

№ вариантов опыта	Варианты опыта	Процент прорастания пыльцы ($M \pm m$)	Длина пыльцевых трубок	Тропизм пыльцевых трубок		
				+	—	0
	В 5% сахарном растворе					
1	пыльца А	0,0				
2	пыльца А+рыльце А	10,9±0,8	ср.	51,6	21,5	26,9
3	пыльца А+рыльце В	16,5∓1,2	оч. кор., кор.	46,9	31,3	21,8
	В 10% сахарном растворе					
1	пыльца А	0,0				
2	пыльца А+рыльце А	54,2±2,0	ср., дл., оч. дл.	38,6	30,9	30,5
3	пыльца А+рыльце В	11,5±1,6	кор., ср.			

Срез рыльца был изолирован вазелином. Интересно, что во всех случаях мы имеем различные показатели, повидимому, отражающие индивидуальность растений.

Следующий опыт был всецело посвящен влиянию способов изоляции среза рыльца от капли сахарного раствора. Этот опыт был поставлен в оптимальной среде для проращивания, т. е. $22^1/_2$% сахарном растворе. Результаты см. в табл. 10. Этот опыт говорит нам о том, что способы изоляции оказывают громадное влияние на результаты опыта. Внесение рыльца действует более стимулирующе, когда срез изолирован воском и вынесен за пределы капли, или если капля расположена посреди парафинового кольца, пестик выделен весь целиком и завязь запарафинирована в валик.

ТАБЛИЦА 10

№ вариантов опыта	Варианты опыта	Процент прорастания пыльцы ($M \pm m$)	Длина пыльцевых трубок	Тропизм пыльцевых трубок		
				+	—	0
1	Пыльца А	1,4 ± 0,4	—	—	—	—
2	Пыльца А+рыльце В (срез не изолирован)	2,6 ± 0,4	Ср., дл.	54,7	18,9	26,4
3	Пыльца А+рыльце В (срез изолирован воском и за пределами капли)	26,7 ± 3,7	Дл.	52,0	41,4	6,6
4	Пыльца А+рыльце В (срез изолирован воском и погружен в каплю)	1,9 ± 0,9	Ср.	80,0	20,0	0,0
5	Пыльца А+рыльце В (срез изолирован смесью парафина и вазелина)	0,0	—	—	—	—
6	Пыльца А+рыльце В (капля заключена в кольцевой валик из парафина, срез запарафинирован в валике)	0,8 ± 0,3	Кор.	28,6	0,0	71,4
7	Пыльца А+рыльце В (капля заключена в кольцевой валик из парафина, столбик не обрезался, а выделялся весь пестик)	24,2	Кор., дл.	7,4	8,4	84,2

Интересно отметить, что одна и та же комбинация перекрестного опыления дает совершенно различные результаты в связи с различием в технике постановки опыта. Повидимому, вещества, выделяющиеся из среза, влияют отрицательно на прорастаемость пыльцы. В виду того, что в естественной обстановке пыльцевые трубки растут в тесном соприкосновении с клетками проводящей ткани столбика, но не повреждают их, необходимо при постановке опытов выбирать лучшие способы изоляции среза.

Опыты с некоторыми видами Lilium и Hemerocallis fulva L.[1]

Эти опыты с изучением прорастаемости пыльцы велись два года: 1932 и 1933. В 1932 г. опыты были посвящены выяснению оптимальной среды для испытания прорастаемости пыльцы. В качестве сред служили различные комбинации глюкозы и желатины и глюкозы и агар-агара. Результаты опытов см. в табл. 11. Характерно то, что пыльца фиалковой лилии не способна к прорастанию ни в одной из испытанных сред, в то время как пыльца других видов лилий способна в той или иной мере к прорастанию. Повидимому, это необходимо объяснить как результат межвидовой гибридизации. При искусствен-

[1] В проведении опытов в 1932 г. принимал участие научный сотрудник лаборатории физиологии М. Н. Воробьев.

ТАБЛИЦА 11

Состав среды		Процент прорастания различных линий ($M \pm m$)				
Глюкоза	Желатина	*Lilium dauricum*	Фиалковая лилия	*L. Szovitsianum* Fisch. & Lall.	*Lilium concolor*	*Hemerocallis fulva* L.
12,5	0,75	0,0	0,0	0,0	—	—
10,0	0,75	0,0	0,0	0,0	—	—
7,5	0,75	0,0	0,0	Единичное	—	—
5,0	0,75	7,0 ± 1,6	0,0	7,6 ± 1,9	—	—
2,5	0,75	9,4 ± 2,1	0,0	0,0	—	—
1,25	0,75	7,7 ± 1,8	0,0	Единичное	—	—
0,5	0,75	0,0	0,0	0,0	—	—
0	1,5	0,0	0,0	0,0	—	—
	Агар-агар					
12,5	0,5	—	—	—	0,0	Единичное
10,0	0,5	—	—	—	0,0	6,5 ± 3,1
7,5	0,5	—	—	—	0,0	6,2 ± 3,0
5,0	0,5	—	—	—	34,8 ± 4,0	0,0
2,5	0,5	—	—	—	0,0	8,5 ± 3,6
1,25	0,5	—	—	—	0,0	Единичное
0,5	0,5	—	—	—	4,0 ± 2,0	—
0,0	1,0	—	—	—	0,0	0,0

ных скрещиваниях пыльца фиалковой лилии не вызывает завязи ни на цветах родительских форм, ни на цветах других близких видов, пыльца которых испытывалась на прорастаемость в этих же опытах. При опылении лилии фиалковой пыльцой других лилий в первые годы совсем не образовывалось семян. В последние годы семена стали образовываться, но не всхожие. При посеве они не прорастали (см. Мичурин И. В., 13). В связи с этим мы поставили опыт с проращиванием пыльцы фиалковой лилии и *Lilium Szovitsianum* Fisch. & Lall- в присутствии рыльца и семяпочки фиалковой лилии, что представляло собой комбинацию самоопыления и перекрестного опыления, причем с мужской стороны была взята одна из родительских форм. В виду того, что рыльца и семяпочки были больших размеров, опыт пришлось поставить в чашечках Петри диаметром в 5—7 *см*. Проращивание велось в комбинированной среде: 3,25% обычной сахарозы + 0,5% желатины. Продолжительность опыта—30 часов. Срез рыльца смазывался вазелином и выносился за пределы среды. В остальном методика обычная.

Пыльца фиалковой лилии не проросла ни в чистом растворе сахара-желатины, ни в том же растворе с присутствием собственного рыльца и семяпочки без семяножки.

Результаты опыта по остальным вариантам см. в табл. 12.

Тропизм в этом опыте количественно не учитывался, но была резкая разница между длиной трубочек, находящихся вблизи рыльца, и удаленных. В первом случае трубочки были очень длинные, по мере удаления длина пыльцевых трубочек уменьшилась, и вдали от рыльца трубочки были короткие. Около рыльца тропизм трубок преимущественно положительный. Характерно, что прорастание пыльцы как в контрольном варианте, так и в варианте с семяпочкой без семяножки было одинаковое. Пыльцевые трубки короткие и уродливо тонкие, зачастую перекручивающиеся штопором.

В следующем опыте также изучалось влияние выделений рыльца, семяпочки и пыльцы фиалковой лилии, *Lilium Szovitsianum* Fisch.

ТАБЛИЦА 12

№ вариантов опыта	Варианты опыта	Процент прорастания ($M \pm m$)	Длина пыльцевых трубок
1	Пыльца *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall.	Единичное	Кор., тонкие
2	Пыльца *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall+ рыльце фиалковой лилии	46,5 ± 3,2	Кор., ср., дл., оч., дл.
3	Пыльца *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall. + семяпочка фиалковой лилии без семяножки	Единичное	Кор.
4	Пыльца *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall. + семяпочка фиалковой лилии с семяножкой.	0,0	

& Lall. и *Lilium dauricum* на прорастаемость пыльцы тех же лилий. Пыльца *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall. и фиалковой лилии — проращивались в комбинированном растворе — 3,25% обычного свекловичного сахара и 0,5% желатины. Пыльца *Lilium dauricum* проращивалась в среде, состоящей из 2,5% свекловичного сахара и 1% желатины. Продолжительность опыта — 46 часов. Срез рыльца изолировался вазелином. Семяпочка выделялась без семяножки. В остальном методика та же. Результаты опыта показаны в табл. 13.

ТАБЛИЦА 13

№ вариантов опыта	Варианты опыта	Процент прорастания ($M \pm m$)	Длина пыльцевых трубочек
1	Пыльца *L. dauricum*	45,9 ± 3,0	Кор., ср., дл., оч. дл.
2	Пыльца *L. dauricum* + рыльце *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall.	17,7 ± 2,1	Дл.
3	Пыльца *L. dauricum* + рыльце фиалковой лилии	27,0 ± 1,5	Дл.
4	Пыльца *L. dauricum* + семяпочка *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall.	0,0	
5	Пыльца *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall.	30,1 ± 2,4	Оч. дл.
6	Пыльца *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall. + семяпочка *L. dauricum*.	около 70,0	Ср., дл.
7	Пыльца фиалковой лилии + пыльца *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall.	27,7 ± 1,4	Ср., дл.
8	Пыльца + семяпочка фиалковой лилии	0,0	
9	Пыльца фиалковой лилии + семяпочка *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall.	0,0	
10	Пыльца фиалковой лилии + рыльце *L. dauricum*.	0,0	

Мы видим, что и здесь пыльца фиалковой лилии не прорастает ни под каким воздействием. В варианте со смесью пыльцы фиалковой лилии *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall. прорастание происходит очевидно за счет пыльцы *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall.

Выделения рыльца *L . Szovitsianum* Fisch. & Lall. и фиалковой лилии несколько угнетают прорастаемость пыльцы *L. dauricum*,

а семяпочка *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall. даже совсем уничтожает прорастаемость пыльцы *L. dauricum*. Семяпочка *L. dauricum* стимулирует прорастание пыльцы *L. Szovitsianum* Fisch. & Lall. К сожалению, вариантов с изучением влияния секреции рыльца *L. dauricum* не было поставлено, в виду ограниченности числа объектов.

Прорастаемость пыльцы различных видов

Одновременно с опытами по изучению прорастаемости пыльцы *Scilla sibirica* Andrz. и *Pulmonaria officinalis* L. нами с целью подыскания объектов, интересных для разработки методических вопросов, изучалась прорастаемость пыльцы некоторых других видов. Проращивание велось по обычной методике. Все результаты этих опытов сведены в табл. 14.

Интересно отметить, что пыльца *Corydalis Marschalliana* Pers. плохо прорастает в сахарных растворах, но хорошо прорастает во влажной атмосфере. Этот вариант возник случайно. На дно влажной камеры была положена слишком большая капля воды, которая испаряясь оседала на верхнем покровном стекле. Вот в этих капельках осевшего пара и обнаружена проросшая пыльца *Corydalis Marschalliana* Pers., случайно попавшая за предел капли. Был сделан подсчет, установивший 19,1% прорастания.

Интересно отметить, как сказались видовые различия *Gagea* на прорастаемость пыльцы. Пыльца *Gagea lutea* Ker.-Gawl. не проросла ни в одной из испытанных сред, в то время как пыльца *Gagea minima* Ker.-Gawl. проросла в 12 и 15% растворе сахарозы.

ТАБЛИЦА 14

№ по пор.	Вид	Концентрация сахарного раствора								
		0%	5%	10%	12%	15%	20%	22,5%	25%	30%
1	*Corydalis solida* Sm.	—	0,0	0,0	—	0,3 ± 0,3	1,4 ± 1,3	—	—	1,0 ± 0,5
2	*Corydalis Marschalliana* Pers.	19,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4 ± 0,8	0,0
3	*Ranunculus ficaria* L.	—	ЕД.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
4	*Gagea lutea* Ker.-Gawl.	—	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
5	*Gagea minima* Ker.-Gawl.	—	—	—	6,8 ± 0,5	10,1 ± 2,3	—	—	—	0,0
6	*Viola hirta* L.	—	—	—	13,7 ± 2,1	—	—	—	—	—
7	*Viola arenaria* D. C.	—	—	—	5,3 ± 1,5	—	—	—	—	—
8	*Anemone ranunculoides* L.	—	—	0,0	0,0	0,0	0,0	—	0,0	—
9	*Draba repens* M. B.	—	0,0	8,6 ± 1,2	—	—	—	0,0	45,7 ± 4,2	—

Примечания: 1) В 25% сахарном растворе пыльцевые трубки короткие и длинные.
2) В 15% сахарном растворе пыльцевые трубки короткие и длинные.

Видовые различия в прорастаемости пыльцы *Viola* сказались слабо лишь на процентном выражении прорастаемости. Пыльца собиралась из цветов в начале стадии цветения, т. е. не из клейстогамных.

Слабая прорастаемость пыльцы или совершенная непрорастаемость *Ranunculus ficaria* L., *Gagea lutea* Ker.-Gawl, *Anemone ranunculoides* L. в случае ее подтверждения при испытании в других средах и в присутствии рылец и семяпочек проливает некоторый свет на слабую плодовитость этих видов и наличие у них вегетативного размножения, подавляющего размножение семенами.

Выводы

Браншейдт (4) в своей последней работе высказывает ту мысль, что стерильность и фертильность растений — явление сложное, которое обусловливается целым рядом факторов, в связи с чем разработка лабораторного метода, определение стерильных и фертильных комбинаций не просты, и требуют изучения не только влияния секреции рыльца на прорастаемость пыльцы, но и секреции семяпочки, а может быть и столбика. Но последнее натыкается на ряд трудностей методического и технического порядка.

В другой своей работе (3) тот же автор указал, что в опытах с изучением влияния секреции рыльца, срез рыльца обязательно должен быть изолирован. К сожалению, об этой работе мы могли судить лишь по реферату в сводке Рябова (17); подлинника этой работы у нас не было, и пришлось самостоятельно изыскивать способы изоляции.

В то же время мы считаем, что при изучении влияния семяпочки необходимо выделять ее без семяножки, так как последняя всегда действует отрицательно на прорастаемость пыльцы. В то же время в естественной обстановке пыльцевые трубки на своем пути к зародышевому мешку минуют семяножку.

Представляется также крайне сомнительным по своей целесообразности прием раздавливания семяпочек, примененный Истом и Пэрком (East E. M. and Park J. B., 8) при изучении стерильности табака. Раздавливание ведет к повреждению тканей, и возможно, что клеточные оболочки повреждаются, и вместе с секрецией в сахарный раствор попадает внутриклеточное содержимое, включающее раневые гормоны и продукты разложения. Опыт теряет свою чистоту. Такое же замечание можно сделать относительно аналогичного приема сдавливания рыльца, примененного Козьмановым и Хоментковским (12).

Наши данные позволяют понять, почему были не совсем удачны опыты Камля (9), Сюбарова (15), Козьманова и Хоментковского (12). Техника постановки опыта зачастую коренным образом изменяет результаты опыта.[1]

На основании вышеприведенных опытов можно притти к следующим заключениям:

1. Разработка лабораторного метода изучения стерильности и фертильности, теоретически вполне возможная, практически упирается в кропотливую разработку отдельных деталей методики и техники постановки опыта.

---

[1] В своих дальнейших опытах с объектами плодово-ягодных культур мы постарались устранить замеченные недостатки.

2. При изучении стерильности и фертильности растения необходимо иметь в виду, что генотипически различные экземпляры растения одного и того же вида могут быть различны по выражению физиологических особенностей в смысле стерильности и фертильности.

3. Разработка методики и техники изучения прорастаемости пыльцы в искусственной среде и в искусственной среде в присутствии рыльца является первым этапом разработки лабораторного метода; следующими этапами должно служить изучение влияния секреции столбика и семяпочки (может быть и зародышевого мешка) на прорастаемость пыльцы.

4. При изучении влияния секреции рыльца на прорастаемость пыльцы место среза рыльца должно быть обязательно изолировано. Лучшей изоляцией служит воск и вынос места среза за пределы висячей капли.

5. При изучении влияния секреции семяпочки на прорастаемость пыльцы семяпочку надлежит выделять без семяножки.

6. Лабораторные опыты в стадии разработки методики должны быть сравниваемы с завязыванием плодов от искусственного опыления в тех же комбинациях тех же растений.

Литература

1. Asami, Y. On the self-sterility of the Japanese pear. Proc. Am. Soc. Hort Sci. (1926) 122. — 2. Auchter E. A. Apple pollen a. pollination studies in Maryland. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. (1921) 51. — 3. Branscheidt P. Die Befruchtungsverhältnisse beim Obst. u. bei der Rebe. Gartenbauwissenschaft 2,2 (1929). — 4. Branscheidt P. Weitere Beiträge zur Frage der Fertilitätverhältnisse bei Kern- u. Steinobstsorten. Gartenbauwissenschaft. 7,5 (1933) 546. — 5. Crane M. B. Self-sterility and cross. incompatibility in plums a. cherries. Journ. Genet. 15,3 (1925) 301. — 6. Crane M. B. a. Lavrence W. J. C. Genetical a. cytological aspects of incompatibility a. sterility in cultivated fruit. Journ. of Pomol. a. Hort. Sci. 7 (1928). — 7. Дорошенко А. В. Физиология пыльцы. Тр. пр. бот. ген. сел. 18,5 (1928). — 8. East E. M. a. Park J. P. Studies on self-sterility. II. Pollen tube growth. Genetics. 3,4 (1918) 301.—9. Kamlah H. Untersuchungen über bie Befruchtungsverhältnisse bei Kirschen- und Birnensorten. Gartenbauwissenschaft. 1,1 (1928)—10. Knight L. J. Physiological aspects of self-sterility of the apple. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. (1917) 101. — 11. Козьманов С. И. К вопросу о хранении пыльцы черешен и вишен. Тр. Млеев. сад.-огород. оп. ст. 14 (1929).—12. Козьманов И. С. и Хоментковский Ю. И. Материалы к вопросу об определении интерфертильности сортов плодовых деревьев в лабораторной обстановке. Тр. Млеев. сад.-огор. оп. ст. 39 (1930). — 13. Мичурин И. В. Итоги полувековых работ по выведению новых сортов плодово-ягодных растений. Т. I. Новая Деревня (1929). — 14. Molisch H. Zur Physiologie des Pollens mit besonderer Berücksichtigung der chemotropischen Bewegungen der Poelenschläuchc. Sitzungsber. der Akad. d. Wissenschaften. Wien, math.-nat. Klasse (1893) — 15. Пашкевич В. В. Бесплодие и степень урожайности в плодоводстве. ВИР (1931). — 16. Ро Л. М. Прорастаемость пыльцы различных плодовых деревьев в связи с ее фертильностью. Тр. Млеев. сад.-огород. оп. ст. 15 (1929). — 17. Рябов И. Н. Вопросы опыления и плодоношения плодовых деревьев. Вып. I. Обзор русской и иностранной литературы. Зап. Гос. Ник. оп. бот. сада. 14 (1930). — 19. Ziegler A. u. Branscheidt P. Pollenphysiologische Untersuchungen an Kern- u. Steinobstsorten in Bayern u. ihre Bedeutung für den Obstbau. Parey (1927).

G. P. WASSILJEV

A contribution to the study of the effect produced by the secretion of the scar and the ovule on the pollen germination of same plants

Summary

A study has been made of the influence exerted by the secretion of the stigma and of the ovule upon the pollen germination in artifical media. Under certain conditions of this test different methods were experienced and different technical manners were applied (isolation of the stigma section surface and technique of the ovule separation).

The tests were carried out with some wild forms of herbs blooming in early spring and with several species of cultivated plants from the genus *Lilium* and *Hemerocallis* and with the Mitchurin's hybrid „Violet Lily" (*Lilium Szovitsianum* Fisch. & Lall. × *L. Thunbergianum* Schult.). From the experiments the following conclusions are drawn:

1. The development of the laboratory method in studying sterility and fertility is quite possible, but practically the difficulty consists in the necessity to elaborate these methods in detail and to find out a special technique of the experiment.

2. In studying the sterility and fertility of plants it is necessary to keep in mind that specimens of genetically different plants of the same species can be physiologically different as to sterility and fertility.

3. The refinement of methods and technique in studying the pollen germination in artifical media in presence of stigmas is the first step on the way to perfection the laboratory method; in next line must be then studied the influence of the secretion of pistils and ovules (perhaps also of the embryo-sacs) upon the pollen germination.

4. The necessary condition for studying the influence of the stigma secretion upon the pollen germination is the isolation of the stigma section. Wax is the best material for isolation, and the stigma section must be carried outside of the hanging drop.

5. The necessary condition for studying the influence of the ovule secretion upon the pollen germination is the taking of the ovule without the funiculus.

6. The results of laboratory tests in stage of development of these methods are to be compared with results of artifical pollination in the same combinations of the same plants.

Physiological Laboratory of the Michurin Institute of Scientific Research.

В. ПОДДУБНАЯ-АРНОЛЬДИ, Н. СТЕШИНА и А. СОСНОВЕЦ

Материал к биологии цветения и размножения Scorzonera tau saghyz Lipsch. et Bosse

Из работ цито-генетической лаборатории ВНИКиГ (Всесоюзного Научно-исследовательского Института каучука и гуттаперчи)

С 4 табл. рисунков.

(Получено 3/1 1934)

Задачей настоящей работы является изучение цито-эмбриологических признаков *Scorzonera tau-saghyz*, советского каучуконоса, вводящегося в настоящее время в культуру, так как знакомство с этими признаками необходимо для рациональной постановки генетико-селекционных работ.

До настоящего времени в цито-эмбриологической литературе нет никаких данных не только по *S. tau-saghyz*, но и по другим видам *Scorzonera*, а также по близкому к *Scorzonera* роду *Tragopogon*; поэтому мы дадим детальное цито-эмбриологическое описание *S. tau-saghyz* и коснемся других видов *Scorzonera* и видов *Tragopogon*.

Материал и методика

Материалом для настоящего исследования послужили различные географические формы *S. tau-saghyz* и различные виды *Scorzonera* и *Tragopogon*, собранные в 1931—33 гг. В. Поддубной-Арнольди и А. Сосновец на зарослях опорных пунктов Джилаган-ата, Балсу-Дегресс, Тау-Тары, Кайнар-Бастау, Джусалы, Леонтьевки и др., в горах Кара-тау, в Южном Казакстане.

Из всех примененных фиксаторов наилучшими оказались фиксаторы Карнуа и Навашина. Зафиксированный материал исследовался методом парафиновой заливки и при помощи уксусно-кислого кармина. Последним методом исследовались лишь развитие пыльцы и прохождение пыльцевых трубок в рыльцах и столбике завязи. При просмотре рылец и столбиков мы предварительно фиксировали их в течение нескольких часов в смеси Карнуа, а затем погружали в уксусно-кислый кармин, покрывали покровным стеклом, подогревали препарат, после окрашивания в уксусно-кислом кармине приготовляли постоянный препарат, что значительно облегчало работу.

Постоянные препараты были получены обычным путем; рыльца, окрашенные уксусно-кислым кармином, обезвоживались спиртом, просветлялись гвоздичным маслом и после смывания последнего ксилолом заключались в канадский бальзам. На приготовленных этим способом препаратах рыльца и столбики очень хорошо просветлялись, содер-

жимое пыльцевых трубок окрашивалось кармином в красный или розовый цвет, остальные ткани оставались бесцветными, благодаря чему пыльцевые трубки становились легко обнаруживаемыми на всем своем протяжении от рылец до конца столбика. Нередко в них бывали даже хорошо видны спермии. Не менее хорошие препараты получались при заключении рылец и столбиков в смесь равных частей уксуснокислого кармина и глицерина. Препараты, приготовленные этим способом, также могут долго сохраняться.

Наш метод исследования рылец имеет огромное преимущество перед микротомным методом, так как он очень прост, быстр и дает возможность наблюдать пыльцевые трубки не разрезанными на всем их протяжении, что очень важно при исследовании роста пыльцевых трубок. Так как исследование условий прорастания пыльцы и скорости роста пыльцевых трубок при самостерильности и самофертильности, а также выяснения момента проникновения пыльцевых трубок в зародышевый мешок очень важны для генетико-селекционных работ, то мы надеемся, что предлагаемый нами метод исследования рылец и столбиков войдет в практику этих работ.

При проведении наших работ нам нередко приходилось кастрировать цветы *S. tau-saghyz*. Для кастрации цветов *S. tau-saghyz* мы разработали следующий метод: у молодых корзинок с бутонами, готовыми к открытию, при помощи безопасной бритвы срезалась вся верхняя часть обвертки, срединные цветки осторожно выщипывались пинцетом, а у краевых цветков, осторожно при помощи пальцев или пинцета, сдергивался венчик вместе с тычиночной трубкой. Таким образом, остаются лишь голые рыльца. При этой операции рыльца обычно бывают совершенно чистыми от собственной пыльцы, так как пыльцевые мешки при осторожном сдергивании тычиночной трубочки и при правильном выборе подходящей стадии бутона для кастрации не разрываются, и пыльца из них не высыпается. Кастрированные цветки изолировались в пергаментные изоляторы. Опыление кастрированных цветков производилось либо при помощи кисточки, либо при помощи естественно опыленных рылец.

Для исследования корешков, а также развития зародышевого мешка и зародыша, употреблялся метод парафиновой заливки. Парафинированный материал резался на микротоме системы Minot: молодые корзинки резались на 7—10, старые на 12—18 μ, корешки на 8—10 μ. Постоянные микротомные препараты либо окрашены железным гематоксилином по Гейденгайну, либо гематоксилином Делафильда с подкрашиванием эозином.

Зарисовка препаратов производилась при помощи рисовального аппарата Аббé.

Развитие и жизнеспособность пыльцы S. tau-saghyz

В 1931 г. при исследовании материала по развитию пыльцы у таусагыз, собранного В. Поддубной-Арнольди и А. Сосновец на опорном пункте Джилаган-ата, Н. Стешиной было обнаружено, что развитие пыльцы у тау-сагыз частично протекает ненормально, причем ненормальности обнаружены ею как в гетеро-, так и в гомеотипическом делениях почти у всех без исключения зафиксированных номеров.

Наряду с ненормальным течением мейозиса у тех же номеров наблюдалось и вполне нормальное деление.

При неправильном течении мейозиса в стадиях мета- и анафазы гетеротипического деления хромосомы располагаются неправильно и

неодновременно расходятся в противоположные стороны: одни хромосомы быстрее достигают полюсов, другие отстают и задерживаются на середине веретена. Число отстающих хромосом различно в каждом отдельном случае: иногда их всего две, иногда значительно больше. Нередко отстающие хромосомы рано расщепляются. В результате отставания и забегания вперед хромосом в телофазе гетеротипического деления образуются добавочные ядра (рис. 1), число которых может быть различно.

В тех случаях, когда у *S. tau-saghyz* мейозис протекал нормально, в стадиях мета-, ана- и телофазы гетеротипического деления хромосомы одновременно расходились к противоположным полюсам, в результате чего образовывались нормальные диады.

Не менее ненормально, чем гетеротипическое деление, частично протекает у *S. tau-saghyz* и гомеотипическое, при этом хромосомы недружно, неодновременно расходятся к противоположным полюсам, образуя сначала отстающие и выброшенные за пределы веретена хромосомы, а затем небольшие добавочные ядра.

В результате ненормального течения мейозиса в метафазе гомеотипического деления, а также в метафазе первого деления в пыльцевом зерне у *S. tau-saghyz* обнаружены пластинки с разным числом хромосом. Наиболее часто встречались пластинки с 7, 8, 9, и 11 хромосомами (рис. 10, 11). Благодаря большому варьированию в числе хромосом ядра пыльцы у *S. tau saghyz* очень отличаются друг от друга по своим размерам; наряду с крупными ядрами встречаются и очень мелкие; между этими крайними пределами обнаружены всевозможные переходы. По своей форме ядра также бывают различными, более или менее неправильными. У *S. tau-saghyz* добавочные ядра обычно окружаются собственной плазмой и оболочкой, в результате чего наряду с диадами и тетрадами образуются пентады, гексады, октады и т. д. (рис. 4, 5). Наибольшее число клеток, окруженных одной и той же оболочкой материнской клетки пыльцы, которое нами обнаружено, равнялось 9, причем все клетки были самых разнообразных размеров (рис. 4). Нередко добавочная пыльца бывает очень небольших размеров, поэтому ее можно назвать карликовой.

Наряду с образованием у *S. tau-saghyz* пентад, гексад, октад и т. д. обнаружено также и образование многоядерной пыльцы, вследствие того, что не всегда добавочные ядра попадают каждое в отдельную клетку, иногда они по нескольку заключаются в одну и ту же (рис. 2, 3). Число ядер в многоядерных пыльцевых зернах *S. tau-saghyz* различно; наибольшее число, которое при этом обнаружено, равнялось 7 (рис. 7). Ядра в многоядерной пыльце *S. tau-saghyz* то все более или менее одинаковой, то, наоборот, совершенно различной величины, причем одни из них бывают очень мелкие, другие сравнительно крупные (рис. 6, 7, 9). Аналогичные образования многоядерной пыльцы известны и у других *Compositae*. Так, оно описано Б е б к о к о м и К л а у с е н о м [Babcock E. and Claussen I. (1929)] у гибридов *Crepis aspera* × *C. barsifolia*, *C. taraxaciifolia* × *C. tectorum* и *C. aspera* × *C. aculeata*; П о д д у б н о й - А р н о л ь д и (1932) у некоторых партеногенетических видов *Chondrilla*, в частности у *Ch. acantholepis*, *Ch. juncea* и *Ch. graminea*.

У *S. tau-saghyz*, как и у всех до сих пор исследованных представителей семейства *Compositae*, тип образования пыльцы симультанный. В нормальном случае весь протопласт перешнуровывается на четыре одинаковой величины и формы клетки, образуя нормальную тетраду. Но не всегда перешнуровывание протопласта протекало у *S. tau-saghyz*

нормально. В тех случаях, когда образуются тетрады, гексады, октады и т. д., или когда образуется многоядерная пыльца, протопласт неравномерно перешнуровывается на отдельные клетки, в результате чего вместо четырех одинаковых по величине и форме клеток пыльцы образуется большее или меньшее число неодинаковых по своему внешнему виду и по размерам клеток. В некоторых случаях перешнуровывания протопласта совсем не происходило, и тогда, вместо нормальных четырех клеток пыльцы, образовывалась одна гигантских размеров клетка (рис. 3), нередко причудливой формы и с многими ядрами (рис. 6).

Микроспоры *S. tau-saghyz*, постепенно освобождаясь из оболочки материнской клетки пыльцы, окружаются собственной оболочкой, состоящей из грубой, шиповатой многослойной экзины и тонкой, нежной интины. В образовании экзины и интины вокруг пыльцевых зерен *S. tau-saghyz*, повидимому, принимает участие периплазмодий, который образуется к этому времени в пыльниках путем слияния клеток и ядер тапетума. Периплазмодий у *S. tau-saghyz* невполне типичный, так как не все клетки тапетума сливаются и не весь пыльник заполняется его содержимым. Лопасти периплазмодия заходят более или менее глубоко в полость пыльника и окружают пыльцевые зерна (рис. 6—9). По мере образования экзины и интины вокруг пыльцевых зерен периплазмодий разрушается: ядра его сжимаются и распадаются, плазма расплывается.

Нормальная готовая пыльца *S. tau-saghyz* всегда довольно крупная, круглая, с мощной двухслойной, шиповатой экзиной, с тремя, реже с четырьмя порами. От такой нормальной пыльцы резко отличается многоядерная (нередко гигантская) и карликовая (рис. 9).

Многоядерная пыльца обычно бывает круглой или неправильной формы и разных размеров (рис. 6—9). Карликовая—мелкая и недоразвитая (рис. 9). Какова дальнейшая участь многоядерной пыльцы, происходит ли в ней образование спермиев, или она дегенерирует, не претерпев ни одного деления ядер—пока не выяснено.

Карликовая пыльца, которой подчас было обнаружено очень много и которая сильно редуцирована по сравнению с нормальной, является совершенно бесплодной и отмирает, не претерпев ни одного деления ядра. Наряду с отмиранием карликовой пыльцы у *S. tau-saghyz* было обнаружено отмирание и более или менее казалось бы нормальной по внешнему виду пыльцы, причем отмирание было обнаружено на разных стадиях сперматогенеза. Пыльца начинает дегенерировать либо в одноядерной, либо позже в двуядерной стадии, при этом ядра или сильно уменьшались или, наоборот, увеличивались в своих размерах, затем постепенно становились гомогенными, сильно красящимися и, наконец, разрушались, плазма клеток сжималась. В материале сбора 1932 г. Н. Стешина наблюдала иногда дегенерацию пыльцы на протяжении всего пыльника, или отдельных его участков: при этом содержимое пыльцы в таких пыльниках отставало от оболочек клетки. Экзина была не шиповатой, как обычно, а гладкой (рис. 8).

Дегенерирующая пыльца *S. tau-saghyz* постепенно становилась пустой внутри; вследствие разрушения содержимого оболочка клеток такой пыльцы обычно в конце-концов спадала, и пыльца приобретала вид каких-то неправильных, сморщенных комочков.

В тех случаях, когда в пыльце *S. tau-saghyz* происходит сперматогенез, он протекает нормально и приводит к образованию двух длинных, голых, хорошо развитых спермиев.

При изучении первого деления в пыльце *S. tau-saghyz* обнаружены пластинки с различным числом хромосом, это указывает, повидимому,

на то, что у *S. tau-saghyz* жизнеспособными являются не только гаметы с нормальным для данного вида гаплоидным числом хромосом, равным 7 (рис. 10), но и с отклоняющимися числами хромосом, а именно: 8, 9, 11, 12 (рис. 11).

В результате первого деления в пыльцевом зерне *S. tau-saghyz* образуются большая вегетативная и небольшая чечевицеобразная, генеративная клетки. На этой стадии хорошо видно присутствие собственной плазмы вокруг генеративного ядра. Но очень скоро этот слой плазмы становится незаметным, в результате чего два ядра спермиев, образовавшиеся после деления ядра генеративной клетки, не окружены слоем собственной плазмы, как ядра спермиев у *Echinops sphaerocephalus* [Поддубная-Арнольди (1927)] и с самого начала являются голыми, как у видов *Chondrilla* [Поддубная-Арнольди (1932)]. Первоначально ядра спермиев *S. tau-saghyz*, как и других *Compositae*, круглые (рис. 12), затем они постепенно вытягиваются и становятся узкими и длинными (рис. 13).

Узкие и длинные спермии имеют тонкую хроматиновую структуру и лишены ядрышек. Вегетативное ядро в пыльцевом зерне *S. tau-saghyz*, так же как и других *Compositae*, очень рано дегенерирует; уже перед вторым делением оно сжимается и становится гомогенным, после образования спермиев начинает разрушаться.

Присутствие спермиев у *S. tau-saghyz* было обнаружено не только в нормальной по величине пыльце, но и в ненормальной, гигантской, причем спермии выглядели гигантскими (рис. 14). Как возникла такая гигантская пыльца, как происходил в ней процесс сперматогенеза и является ли происхождение этой пыльцы тесно связанным с образованием многоядерной пыльцы, обнаруженной на более ранних стадиях развития—осталось невыясненным.

Возможно, что она возникла из многоядерной пыльцы путем слияния всех ее ядер в одно и деления слившегося ядра, или ее возникновение не стоит ни в какой связи с многоядерной пыльцой. Не возникла ли эта гигантская пыльца из диплоидной материнской клетки пыльцы, образовавшейся вследствие выпадения первого деления при образовании пыльцы? Наряду с тетрадами, пентадами и т. д. у *S. tau-saghyz* могли возникнуть и диады, ядра в клетках которых могли иметь диплоидное число хромосом.

Каково бы ни было происхождение гигантской пыльцы, но нам кажется вполне вероятным, что эта пыльца имеет диплоидное или полиплоидное число хромосом; по данным литературы известно, что пыльца тетраплоидов и полиплоидов резко отличается от гаплоидной пыльцы своим гигантизмом.

В результате просмотра обширного материала по развитию пыльцы *S. tau-saghyz*, собранного в 1931 г., было установлено, что жизнеспособной пыльцы с хорошо развитыми спермиями имелось в пыльниках многих растений не более 50%, а то и того меньше, причем стерильная пыльца встречалась во всех цветках корзинки, а не была сосредоточена главным образом, или исключительно, в срединных цветках.

Картины ненормального мейозиса при развитии пыльцы также были обнаружены во всех цветках корзинки, а не были приурочены к срединным цветкам, где встречается максимум пустых семян.

У других исследованных нами видов *Scorzonera*, а именно *S. tuberosa, acanthoclada*, у *S. stricta*, *S. tragopogonoides* и *S. tauriça*, никаких ненормальностей при развитии пыльцы не было обнаружено. Все гаметы имели одинаковое гаплоидное число хромосом, равное 7, в результате нормального гетеро- и гомеотипического деления образовывались

нормальные тетрады. Дегенерирующей, стерильной пыльцы у этих видов *Scorzonera* не наблюдалось, вся пыльца была вполне нормальной и жизнеспособной, она имела вполне хорошо развитые спермии.

Наряду с частичной стерильностью пыльцы у *S. tau-saghyz*, В. Поддубная-Арнольди обнаружила и частичную стерильность зародышевых мешков, которая отчасти также была связана с ненормальным ходом мейозиса при образовании микроспор.

Обнаружив у *S. tau-saghyz* нарушение нормального хода мейозиса, мы задумались над вопросом о причинах этого явления.

Нарушение нормального течения мейозиса и связанная с ним частичная стерильность гаметофитов может быть двух типов.

1. Стерильность, обусловленная внешними факторами: низкой или наоборот, высокой температурой, обильным или, наоборот, недостаточным питанием, действием наркотиков, ядов, Х-лучей, радия и т. д. Литература по этому вопросу в настоящее время довольно обширна. В отношении действия температуры на ход созревания половых элементов особенно интересны работы Сакамуры [Sakamura (1920—21)], Стоу [Stow (1921—1932)], Боргенштама [Borgenstamm (1922)], Беллинга [Belling (1924—25)], Михаэлиса [Michaelis (1926)], Блейера [Bleier (1930)] и др.

Эти авторы показали, что понижение, а также повышение температуры во время мейозиса ведет к неправильному распределению хромосом в гетеро- и гомеотипическом делениях, следствием чего является образование морфологически несовершенной, крайне неоднородной пыльцы, причем очень часто возникают диплоидные гаметы и гаметы с промежуточными между гаплоидным и диплоидным числом хромосом.

В самое последнее время появился ряд работ, среди которых особенно интересны работы Гудспида [Goodspeed (1931—32)], по влиянию Х-лучей и радия на развитие пыльцы. Установлено, что при воздействии Х-лучей и радия на молодые бутоны нарушается нормальный ход мейозиса, и получаются картины, аналогичные вышеописанным при воздействии высокой и низкой температуры.

2. Стерильность, обусловленная внутренними факторами, т. е. зависящая от внутренней конституции ядра. К явлениям этой категории обычно относят стерильность, вызванную гибридизацией, особенно межродовой и межвидовой, мутационным процессом, наличием особых генов (асинаптический ген), полиплоидностью. Особенно широко распространенной является стерильность, вызванная гибридизацией. Стерильность гибридного характера обусловливается нарушениями мейозиса при образовании как мужских, так и женских гамет. При образовании пыльцы хромосомы неправильно распределяются по дочерним клеткам, причем образуются добавочные ядра и гаметы с разными числами хромосом, в том числе и с диплоидными. При образовании зародышевого мешка наблюдаются отклонения, весьма сходные с таковыми при развитии пыльцы. В настоящее время имеется огромное количество работ, описывающих ненормальное течение мейозиса при образовании мужских гамет у межвидовых и межродовых гибридов.

К какому типу стерильности следовало отнести частичную стерильность гаметофитов, обнаруженную у *S. tau-saghyz*,—мы не решались определенно сказать в 1931 г., так как для того, чтобы точно ответить на этот вопрос, требовались дополнительные опыты и наблюдения, которых мы еще не имели. Однако, систематики оказались более смелыми в своих выводах, чем цитологи, и, опираясь на наши данные, старались подкрепить ими свои гипотетические соображения о его проис-

Таблица 1

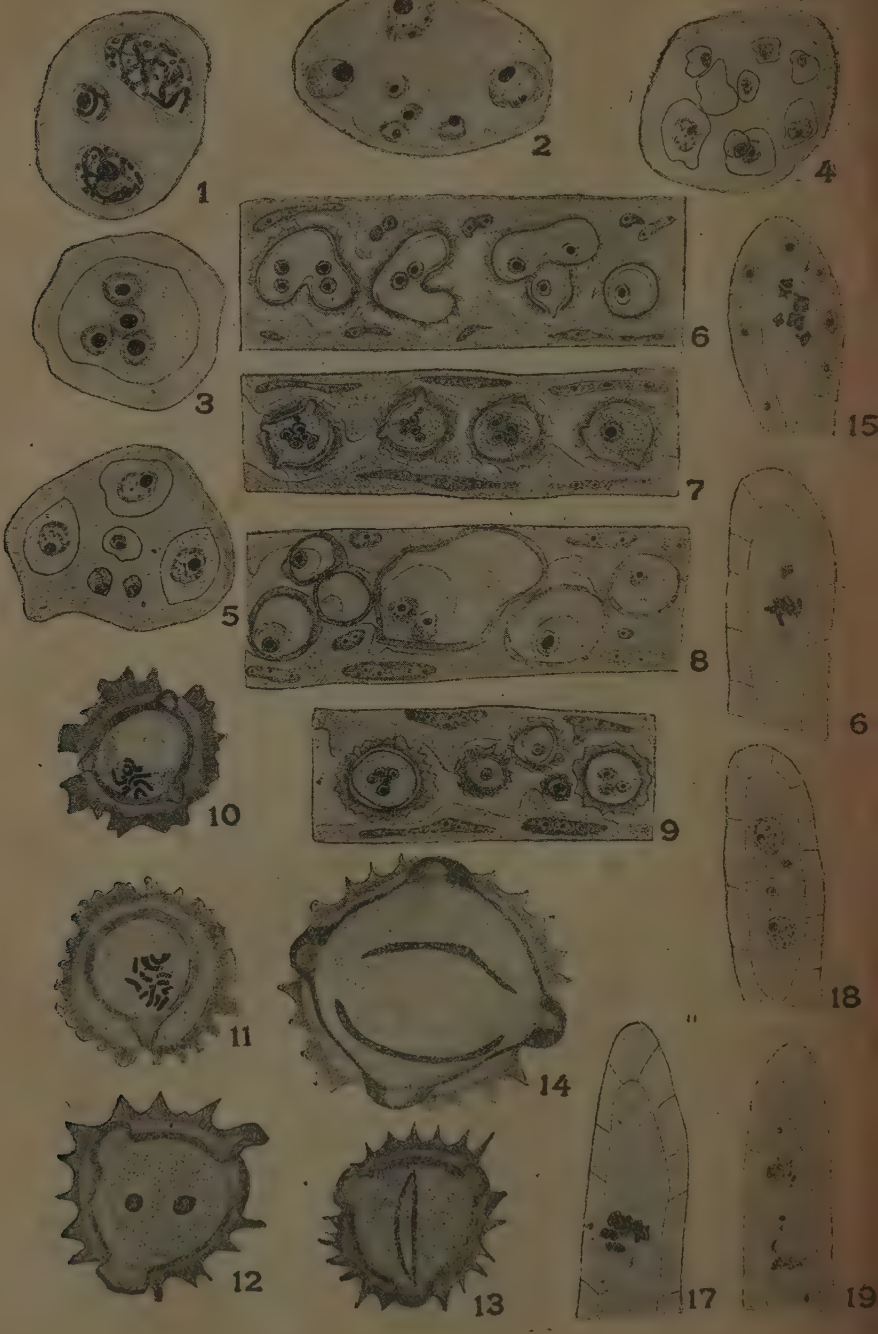
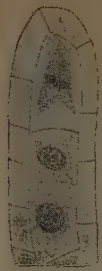


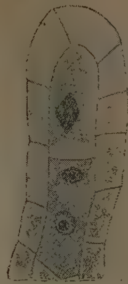
Таблица 2



20



21



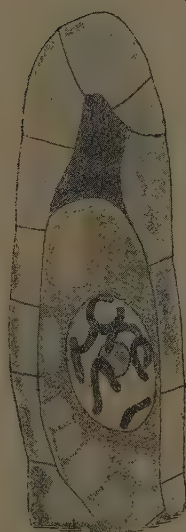
22



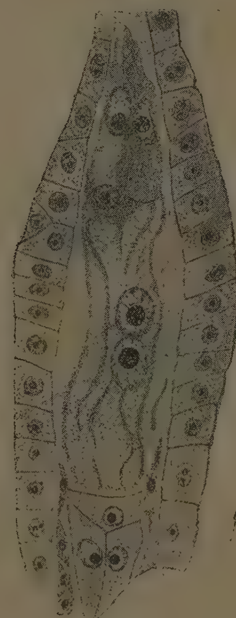
23



24



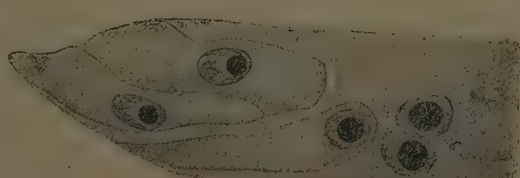
25



26



27

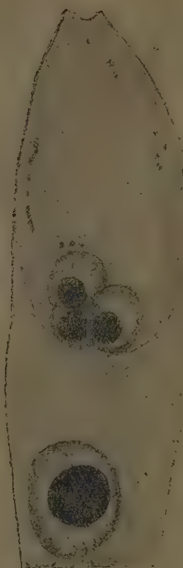


28

Таблица 3



29



30



31



32



33

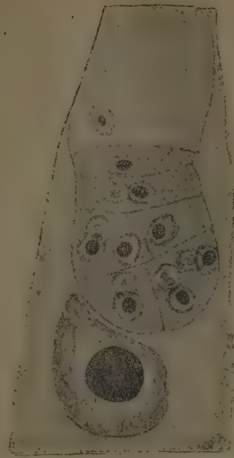


34

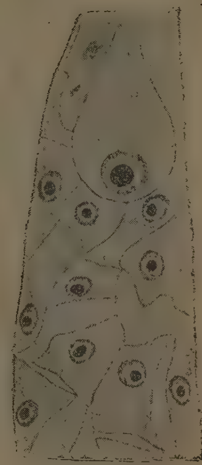
Таблица 4



35



36



37



38



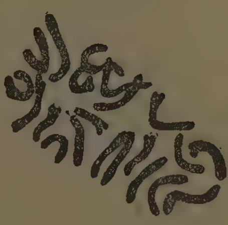
39



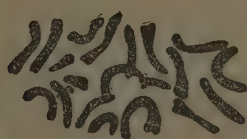
40



41



42



43

хождении. Так напр., П. В. Павлов (1931) в своей работе „Каучуконосные растения Баралдая и Таласского Ала-тау“ (Советский каучук № 3) писал, что „цитологические данные наряду с другими свидетельствуют о том, что *S. tau-saghyz*—древний реликтовый вид, так как у него сокращена способность к половому размножению. Кроме того они свидетельствуют в пользу гибридного происхождения *S. tau-saghyz*“. Таким образом П. В. Павлов (1932) вполне определенно частичную стерильность, обнаруженную у S. *tau-saghyz*, отнес к типу стерильности,

связанной с гибридным происхождением. Это утверждение П. В. Павлова с нашей точки зрения оказалось весьма поспешным и малообоснованным.

Трудно было ожидать, что вопрос о причинах нарушения нормального хода редукции при созревании гамет у *S. tau-saghyz* будет скоро решен. Но на помощь нам неожиданно пришла сама природа, и мы сравнительно быстро получили вполне определенный ответ. Стихийное бедствие (мы имеем в виду мороз, с температурой — 4, 5, 6° и снег между 1—3/V), имевшее место в 1932 г. на зарослях тау-сагыз Бурненской и Атабаевской станций, а также наблюдения и опыты 1932 г. позволили нам разрешить вопрос о причинах нарушения мейозиса и частичной стерильности гаметофитов у *S. tau-saghyz*, обнаруженные еще в 1931 г.

Изучение обширного материала по развитию пыльцы и зародышевого мешка различных географических форм *S. tau-saghyz*, собранного на опорных пунктах Бурненской и Атабаевской станций в различные сроки (до и после морозов), привело нас к мысли о том, что ненормальности при образовании пыльцы и макроспор, обнаруженные еще в 1931 г., вызваны неблагоприятными внешними условиями—воздействием низкой температуры на ход мейозиса. В позднейших, не тронутых морозом бутонах, мейозис при образовании пыльцы и макроспор у различных форм *S. tau-saghyz* протекал совершенно нормально, число хросомом в гаметах было постоянным, равным 7. Вследствие этого в зрелых пыльниках, не подвергшихся воздействию морозов, пыльца была морфологически однородной и нормальной почти на 100%. У тех же форм в бутонах, тронутых морозом, была обнаружена морфологически разнородная пыльца. Вся ненормальная пыльца рано или поздно оказывалась дегенерирующей. Количество такой бесплодной пыльцы в пыльниках некоторых растений достигало почти 90%, у большинства же растений оно равнялось в среднем 40—50%, причем наибольшее количество бесплодной пыльцы было обнаружено в пыльниках краевых цветков, менее защищенных от воздействия внешних условий.

У *S. tau-saghyz* из Кайнар-Бастау ненормальностей в мейозисе и стерильной пыльцы не обнаружено. Вся пыльца была нормальной, морфологически однородной, с хорошо развитыми спермиями; при образовании макроспор также не было обнаружено никаких неправильностей. Это объясняется тем, что на опорном пункте Кайнар-Бастау очень рано началось цветение *S. tau-saghyz*, причем погода во время созревания гамет была вполне удовлетворительной. Морозы и снег в Кайнар-Бастау были тогда, когда у *S. tau-saghyz* вся пыльца и зародышевые мешки уже были зрелые.

Совсем другое мы обнаружили у *S. tau-saghyz* из Джалаган-ата, Балсу-Дегресс и Джусалы: здесь цветение было более позднее, чем в Кайнар-Бастау, и часть молодых бутонов, в которых происходил процесс созревания гамет, подверглась действию морозов и снега, в результате чего нормальный ход мейозиса был нарушен, что повлекло за собой частичную стерильность пыльцы в более зрелых бутонах. Наряду с частичной с терильностью пыльцы в зрелых бутонах, развившихся после воздействия морозов, воздействия в молодых бутонах, не подвергшихся воздействию последних, мейозис протекал совершенно нормально и, следовательно, не происходило образования стерильной пыльцы. В более поздних фиксациях присутствия ненормальной, морфологически неоднородной пыльцы не было обнаружено. Другими словами, в одном и том же материале ранних фиксаций у этих географи-

ческих форм *S. tau-saghyz* мы наблюдали присутствие в зрелых бутонах более или менее ненормальной многоядерной и карликовой пыльцы, которая рано или поздно дегенерирует, и присутствие нормального мейозиса в молодых бутонах. В поздних фиксациях в зрелых бутонах ненормальной пыльцы не обнаружено, точно так же не было обнаружено и ненормального течения мейозиса в молодых бутонах.

В 1931 г. в Джалаган-ата во время созревания гамет у *S. tau-saghyz* погода была очень холодной и очень дождливой, были и морозы, доходящие до — 2,5, —3°; правда, таких резких падений температуры и продолжительных морозов и снега, как в 1932 г., тогда не наблюдалось, но все же условия погоды настолько были неблагоприятны, что это легко могло отразиться на ходе мейозиса.

Итак, по нашему мнению, образование стерильной пыльцы у *S. tau-saghyz* тесно связано с нарушением нормального хода мейозиса, вызванного действием низкой температуры и повышенной влажности на процесс созревания гамет, так как наблюдениями установлено, что в молодых бутонах, не подвергшихся действию морозов, мейозис при созревании гамет протекал нормально и что на созревшую до мороза и снега пыльцу понижение температуры не оказало никакого влияния. Зрелая пыльца, благодаря наличию у нее плотной многослойной оболочки, хорошо защищена и поэтому очень стойка по отношению к действию на нее как низкой, так и высокой температуры. Материнские клетки пыльцы, имеющие нежные тонкие оболочки, менее защищены и поэтому легче могут пострадать от действия неблагоприятных внешних условий.

По нашим представлениям, частичная стерильность, обнаруженная у *S. tau-saghyz*, аналогична той стерильности, которую наблюдали Сакамура, Стоу, Беллинг и Михаелис, Блейер и др., с той лишь разницей, что в последнем случае стерильность была вызвана самими авторами, путем искусственного воздействия низкой температурой на процесс созревания гамет, в то время как у *S. tau-saghyz* стерильность была вызвана самой природой.

Наблюдениями 1933 г. установлено, что на нарушение нормального хода процесса редукции и образование стерильных гамет у *S. tau-saghyz* имеет влияние не только понижение, но и повышение температуры (до 40%).

Итак, частичная стерильность пыльцы у *S. tau-saghyz* — явление случайное, вызванное неблагоприятными внешними условиями, а не гибридизацией. Обычным для тау-сагыза является нормальное развитие, образование почти на 100% плодущей пыльцы с хорошо развитыми спермиями. Нормальная пыльца *S. tau-saghyz* отличается хорошей всхожестью и быстро после опыления начинает прорастать.

Теперь коснемся вопроса о том, как долго пыльца *S. tau-saghyz* сохраняет свою жизнеспособность, можно ли ее переносить из одного места в другое без риска потери всхожести? Решение этого вопроса определяет границы возможных скрещиваний, и поэтому имеет большое практическое значение.

Выяснение вопросов жизнеспособности и установление способов хранения пыльцы у *S. tau-saghyz* производилось нами при помощи проращивания пыльцы на рыльцах, так как поставленные нами опыты с проращиванием пыльцы на искусственной среде окончились полной неудачей. Проращивание пыльцы на искусственной среде производилось нами по методу Транковского; но, несмотря на то, что метод этот очень прост и удобен и что, пользуясь им, удалось прорастить пыльцу ряда растений, в том числе и одного из представителей семейства

Compositae, а именно *Senecio platanifolius* [В. Поддубная-Арнольди (1932)], нам не удалось этим способом добиться прорастания пыльцы *S. tau-saghyz*. Несмотря на то, что мы неоднократно повторяли опыты, причем каждый раз несколько вариировали среду и условия опытов, изменяя количество сахарозы, температуры, влажности, подобрать подходящих условий для прорастания пыльцы *S. tau-saghyz* нам так и не удалось.

В противоположность проращиванию пыльцы на искусственной среде, проращивание ее на рыльцах оказалось очень простым и легким делом. Для проращивания пыльцы на рыльцах мы брали кастрированные цветки и на рыльца таких цветков наносили пыльцу либо только-что собранную, либо сохранявшуюся в помещении более или менее продолжительное время.

Кастрация и опыление производились как утром, так и вечером, причем было установлено, что в обоих случаях не позднее чем через 1 час после опыления пыльца на рыльцах начинала прорастать. Однако, кастрировать цветки лучше вечером, так как при этом у кастрированных цветков рыльца дольше остаются свежими. Очевидно, высокая температура днем неблагоприятно отражается на выносливости цветков к тяжелой операции, связанной с кастрацией. Опыление, наоборот, лучше производить утром от 10 до 12 часов, так как при более высокой температуре пыльца скорее прорастает, пыльцевые трубки растут быстрее, и процент всхожести пыльцы на рыльцах наибольший. Кроме того, при опылении в утренние часы пыльцы на рыльцах цветков больше, чем в другие часы, потому что в это время ее еще не успевают разобрать различные насекомые, в большом количестве посещающие цветки *S. tau-saghyz*.

Пыльца *S. tau-saghyz*, как мы отметили уже выше, прорастает не позднее чем через 1 час после опыления, но это в том случае, если опыление произведено пыльцой с другого куста. Если же рыльца опылялись пыльцой с того же куста, то прорастания пыльцы на рыльцах либо вовсе не происходило, либо прорастало ничтожно малое количество ее. Это наблюдение указывает на то, что *S. tau-saghyz*, по преимуществу, является не самоопыляющимся, а перекрестно опыляемым растением, следовательно самостерильным.

Причина этой бесплодности лежит в отсутствии слияния мужской и женской гамет даже в случае нормального их развития и полной фертильности, несмотря на благоприятные для выполнения актов опыления и оплодотворения внешние условия.

Таким образом, у *S. tau-saghyz* наряду со стерильностью пыльцы, вызванной воздействием низкой и высокой температуры на ход редукционного процесса, обнаружена и самостерильность, вызванная физиологической несовместимостью.

При перекрестном опылении, пыльца *S. tau-saghyz* прорастает очень хорошо, причем прорастание пыльцы наблюдалось нами на обоих сторонах рыльца, но на верхней стороне рыльца прорастающей пыльцы сравнительно больше, чем на нижней; при этом прорастание пыльцы происходило по всей поверхности рыльца, начиная от кончиков лопастей и кончая началом их раздвоения. Для опыления рылец мы употребляли, как пыльцу только-что собранную, так и сохранявшуюся в помещении более или менее продолжительное время. Для хранения пыльцы были применены следующие 4 способа: 1) пыльца была помещена в бумажные пакетики; 2) пыльники с пыльцой помещались в пробирку, которая закрывалась пробкой; 3) пыльники с пыльцой находились в пробирке, закрытой ватой; 4) пыльца сухая, без пыльников,

насыпалась в пробирку, пробирка закрывалась корковой пробкой. Бумажные пакетики и пробирки с пыльцой хранились в юртах на опорных пунктах Кайнар-Бастау, Джусалы, Балсу-Дегрессе. Температура и влажность в юрте во время хранения в ней пыльцы сильно менялись в зависимости от погоды, а погода была то очень сырой и холодной то жаркой и сухой.

Второй способ хранения пыльцы оказался совершенно непригодным, так как при этом способе пыльники заплесневели и пыльца потеряла свою всхожесть.

Первый и третий способы также оказались неудовлетворительными, так как пыльца при этом потеряла свою всхожесть, хотя пыльники и не заплесневели. Кроме того, при третьем способе неудобно извлекать пыльцу из пыльников, так как они бывают сморщеными и высохшими и, следовательно, крайне неудобно производить опыление.

Только четвертый способ хранения пыльцы *S. tau-saghyz* оказался вполне удовлетворительным, так как при нем пыльца сохраняла свою жизнеспособность, и опыление производить было легко и просто. Не позднее чем через 1 час после опыления пыльца, сохранявшаяся этим способом, уже начинала прорастать, и в тот же день после опыления были обнаружены длинные, дошедшие до конца столбика пыльцевые трубки. На скорость роста пыльцевых трубок сильно влияло действие внешних условий. Повышение температуры и понижение влажности воздуха повышают скорость роста пыльцевых трубок; понижение температуры и повышение влажности воздуха, наоборот, замедляют его.

Пробирки с пыльцой *S. tau-saghyz* не только хранились нами в юрте, но и перевозились и пересылались нами по почте из одного опорного пункта в другой, при этом оказалось излишним соблюдать какие-либо особые меры предосторожности. Пробирки с пыльцой *S. tau-saghyz* перевозились нами в дорожных сумках и пересылались по почте в коробках от папирос. Привезенная из Кайнар-Бастау в Джусалы пыльца и посеянная на рыльцах джусалинской формы *S. tau-saghyz*, точно так же, как и посланная нами пыльца из Джусалы и Балсу-Дегресс, после опыления ею рылец *S. tau-saghyz* формы Балсу-Дегресс, великолепно прорастала, и семена завязались.

В результате ряда наблюдений 1932 и 1933 гг. над прорастанием пыльцы *S. tau-saghyz*, сохранявшейся в юрте, а затем в лаборатории в Москве более или менее продолжительное время, нам удалось установить, что она здесь, как и у подсолнуха (по данным А р н о л ь д о в о й), сохраняет свою жизнеспособность не менее года. При этом это, вероятно, не предельный срок ее жизнеспособности. Относительно жизнеспособности пыльцы у других видов *Scorzonera* нами получены пока весьма скудные данные. Так, установлено, что пыльца *S. tuberosa* остается жизнеспособной не менее 25 дней.

Попутно отметим, что нами ставились также опыты по проращиванию на рыльцах тау-сагыз пыльцы других видов скорцонера, напр. *S. tuberosa, S. tragopogonoides* и *S. taurica*, причем было установлено, что пыльца всех этих видов хорошо прорастает на рыльцах *S. tau-saghyz*.

Благодаря тому, что пыльца *S. tau-saghyz*, как нам удалось выяснить, долго сохраняет свою жизнеспособность, и способ хранения и пересылки ее чрезвычайно прост и доступен, можно широко поставить скрещивания между различными географическими формами и другими видами *Scorzonera*, цветущими неодновременно друг с другом, либо территориально разъединенных.

Развитие зародышевого мешка, жизнеспособность рылец и оплодотворение у Scorzonera tau-saghyz

Исследуя в 1931 г. мейозис при образовании макроспор у ряда номеров *S. tau-saghyz*, собранных на Атабаевской станции, нами было обнаружено, что оно протекает частично ненормально.

Археспорий у *S. tau-saghyz*, как и у большинства других *Compositae*, одноклеточный, покрытый одним эпидермальным слоем клеток нуцеллюса. Клетка археспория непосредственно превращается в материнскую клетку макроспор. Мейозис при образовании макроспор в одних семяпочках протекает нормально, а в других ненормально, причем эти ненормальности во многом сходны с таковыми, описанными при образовании пыльцы. В стадии диакинеза хромосомы располагаются парочками по периферии ядра, причем число парочек равно 7 (рис. 15).

Следующие за диакинезом стадии мета- и анафазы гетеротипического деления протекают или нормально, или уклоняясь от нормы; в первом случае образуется нормальная диада с гаплоидным числом хромосом равным 7 в каждом ядре; во втором — ненормальная с разными числами хромосом.

В ненормальных мета- и анафазах хромосомы недружно, неодновременно отходят к полюсам (рис. 16, 17), в результате чего образуются отстающие хромосомы, которые позднее дают начало чрезвычайно небольшим добавочным ядрам (рис. 18). В мета- и анафазах гомеотипического деления наряду с нормальными картинами также обнаружены ненормальные, выражающиеся в разновременном расхождении хромосом, в выбрасывании хромосом за пределы веретена (рис. 19, 20) и в образовании добавочных ядер (рис. 23, 24). Число добавочных ядер в клетках макроспор *S. tau-saghyz* в отличие от такового при образовании пыльцы невелико. Нами наблюдалось присутствие всего одного-двух добавочных ядер (рис. 18, 23, 24).

Аналогичное явление в настоящее время обнаружено у некоторых партеногенетических видов *Hieracium* [Розенберг (Rosenberg), 1917] и *Chondrilla* [Поддубная-Арнольди (1932)], а также у некоторых межвидовых гибридов, напр. у гибридов *Aegilops cylindrica* × × *Triticum turgidum*, *Aegilops cylindrica* × *Triticum durum*, *Aegilops ovata* × *Triticum spelta* и др. [Аазе (Aase), 1930] и у гибридов *Antennaria* [Стеббинс (Stebbins), 1932].

Обычно у *S. tau-saghyz* в гомеотипическом делении обе клетки делятся одновременно (рис. 20), но иногда верхняя клетка делится позднее, чем нижняя, или верхняя клетка вовсе не делится (рис. 21, 22). В последнем случае вместо обычной для *S. tau-saghyz* тетрады макроспор образуется триада.

Ненормальный ход мейозиса при образовании макроспор у *S. tau-saghyz* приводит к образованию недоразвитых или ненормально развитых зародышевых мешков, которые в большинстве случаев дегенерируют, не будучи способными к оплодотворению. Готовый зародышевый мешок у *S. tau-saghyz* нормальный, восьмиядерный (рис. 26); развивается он из нижней макроспоры, 3 верхние макроспоры отмирают, либо все одновременно, либо сначала отмирают средние, а затем верхняя. Подсчет хромосом в зародышевом мешке нам удалось провести лишь один раз, так как, несмотря на то, что нами изрезано большое количество материала, подходящих стадий для подсчета хромосом не попадалось. В том случае (в стадии одноядерного зародышевого мешка), когда удалось подсчитать число хромосом

в зародышевом мешке, оно оказалось равным 7 (рис. 25), очевидно это был нормальный, гаплоидный зародышевый мешок.

Обычно 8-ядерный зародышевый мешок *S. tau-saghyz* имеет хорошо диференцированный яйцевой и антиподальный аппараты и два полярных ядра (рис. 26, 29). Но как уже отмечалось выше, у *S. tau-saghyz* было обнаружено присутствие дегенерирующих зародышевых мешков, у которых то те, то другие элементы были слабо или вовсе не диференцированы. В одних случаях недоразвившейся и рано дегенерирующей оказывалась одна яйцеклетка (рис. 27), в других—весь яйцевой аппарат (рис. 28), в третьих — все элементы зародышевого мешка (рис. 33), причем клетки и ядра сильно съеживались и постепенно разрушались, остатки дегенерирующих клеток и ядер жадно впитывали в себя краску, и при раскрашивании их избыток ее не легко было удалить. Наряду с этим у *S. tau-saghyz* в одних случаях было обнаружено образование двух- и даже трехядерной яйцеклетки (рис. 30), в других — образование вторичного ядра зародышевого мешка, слившегося не из двух, а из трех и даже четырех ядер (рис. 31). Во всех этих случаях яйцевой аппарат не был нормально диференцирован: вместо двух синергид в нем образовывалась всего одна, или ни одной. В некоторых случаях, в зародышевом мешке *S. tau-saghyz* никакой диференцировки не было обнаружено (рис. 32), все 8 ядер в таких зародышевых мешках лежали кучей в центре, не образовывая ни яйцевого, ни антиподального аппаратов, ни вторичного ядра зародышевого мешка (на рисунке изображено лишь 6 ядер, остальные 2 ядра не изображены, так как они находятся в той же плоскости, что и остальные ядра).

Аналогичное отсутствие диференциации в зародышевом мешке было обнаружено Киаруджи (1930) у партеногенетического вида *Ochna serrulata*. У этого же растения было обнаружено слияние 3 - 4 и даже 5 ядер, для образования вторичного ядра зародышевого мешка. Изучая последовательные стадии развития 8-ядерного зародышевого мешка у *S. tau-saghyz*, мы не обнаружили присутствия добавочных ядер на стадии 2-, 4- и 8-ядерной; обычно они присутствовали лишь на стадии 1-ядерного зародышевого мешка, очевидно, на следующих за этой стадией они разрушались и исчезали, растворяясь в плазме. Отмирания зародышевых мешков на 1-, 2- и 4-ядерных стадиях нами не было обнаружено, оно наблюдается лишь на 8-ядерной стадии, причем процент дегенерации зародышевых мешков значительно превышает процент ненормальностей в мейозисе. Кроме того, ненормальные картины мейозиса при образовании зародышевых мешков у *S. tau-saghyz* встречаются во всех кругах корзинки, а не приурочены, главным образом, к центральным цветкам, где бывает наибольший процент дегенерирующих зародышевых мешков; и точно так же нормальные картины мейозиса распределяются по всей корзинке, а не приурочены, обязательно, к первому кругу цветков, где обычно имеется наибольшее число выполненных семян.

Объяснение этого явления было найдено после того, как нами было изучено развитие зародышевого мешка у других видов *Scorzonera*, в частности у *S. stricta* и *S. tragopogonoides*, а также у видов *Tragopogon* (*T. ruber*, *brevirostris* и др.). У всех этих видов развитие и строение зародышевого мешка и эндосперма в общем сходны с таковыми у *S. tau-saghyz*, у них образуется тетрада макроспор, из нижней клетки которой возникает 8-ядерный зародышевый мешок. Тип эндосперма нуклеарный.

Мейозис при образовании макроспор, точно так же как и при развитии пыльцы, здесь протекает нормально, тем не менее в центре

корзинки у них образуются пустые семена вследствие дегенерации нормально развившихся 8-ядерных зародышевых мешков. Таким образом, стерильность зародышевых мешков здесь обусловлена не ненормальным ходом процесса редукции, а другими причинами, возможно физиологическими: напр. недостатком питания срединных цветков. Отсюда ясно, что и дегенерация зародышевых мешков *S. tau-saghyz* может быть обусловлена не только ненормальностями в мейозисе, но и другими причинами, возможно и чисто физиологическими, напр. недостатком питания семяпочек срединных цветков.

Известно, что у ряда представителей *Compositae*, напр. у *Helianthus annuus*, в центре корзинки образуются пустые семена, вследствие недостатка питания срединных цветков. Аналогичное явление, наряду с ненормальным ходом мейозиса, вероятно, характерно и для *S. tau-saghyz*. Этим, повидимому, объясняется бо́льший процент стерильных зародышевых мешков, чем следовало бы ожидать по сравнению с ненормальностями в мейозисе, и присутствие их, главным образом, в центре корзинки. Распределение ненормальных картин мейозиса при образовании макроспор у *S. tau-saghyz* по всей корзинке, несосредоточенность их, главным образом, или исключительно, в центральных цветках, где образуется максимум пустых семян, также говорит в пользу того, что стерильность зародышевых мешков у *S. tau-saghyz* не связана исключительно с ненормальным течением процесса редукции, и может быть отчасти вызвана теми же условиями, что и у других *Compositae*.

Изучение материала сборов 1932 г. подтвердило эти наши соображения и кроме того дало возможность объяснить причины ненормального процесса редукции при образовании макроспор.

Нами обнаружено, что у различных географических форм *S. tau-saghyz*, собранных в 1932 г. на опорных пунктах Атабаевской и Бурненской опытных станциях, в бутонах, не тронутых морозом и снегом, мейозис при образовании макроспор, так же как и при образовании пыльцы, протекает совершенно нормально: все хромосомы одновременно достигают полюсов. Никаких отстающих и выброшенных за пределы веретена хромосом, никаких добавочных ядер как в гетеро-, так и гомеотипическом делениях при этом не было обнаружено. У тех же форм, в бутонах, подвергшихся действию морозов, мы наблюдали картины ненормального течения процесса редукции, аналогичные тем, которые мы обнаружили в 1931 г.

Отсюда причину ненормального хода мейозиса при образовании макроспор у *S. tau-saghyz* мы склонны объяснять воздействием внешних условий, в частности—низкой температуры, на ход созревания женских гамет. Таким образом, мы обнаружили, что неблагоприятные внешние условия могут нарушать у *S. tau-saghyz* нормальный ход созревания не только мужских, но и женских гамет, причем нарушения эти аналогичны друг другу. Кроме того, картины, полученные при этом, очень сходны с теми картинами, которые наблюдались у гибридов.

Несмотря на то, что частичная стерильность пыльцы у *S. tau-saghyz* и ненормальности в мейозисе при образовании макроспор обнаружены в 1932 г. лишь в бутонах, подвергшихся воздействию неблагоприятных внешних условий, образование большего и меньшего количества пустых семян наблюдалось во всех корзинках.

Во время цветения *S. tau-saghyz* была холодная, дождливая и ветреная погода, которая очень мешала опылению, так как у *S. tau-saghyz* опыление перекрестное, и осуществляется оно при посредстве насекомых; кроме того, как в этот период, так и позднее во время пло-

доношения на *S. tau-saghyz* можно было обнаружить огромное количество вредных насекомых, уничтожавших цветки и семена *S. tau-saghyz*. Эти два обстоятельства не могли не отразиться в очень сильной степени на семенной продукции *S. tau-saghyz*, и действительно в 1932 г. на диких зарослях *S. tau-saghyz* выполненных семян было очень мало, и качество их было очень плохое; количество пустых и щуплых семян было огромно.

Итак, образование пустых семян у *S. tau-saghyz* на зарослях в 1931 и 1932 гг. объясняется, главным образом, повреждением насекомыми, неблагоприятными внешними условиями, препятствующими опылению и, следовательно, оплодотворению, и частичной стерильности срединных цветков, вызванной какими-то физиологическими причинами, может быть недостатком питания. На этом фоне частичная стерильность гаметофитов, вызванная внешними условиями, имела лишь второстепенное значение на ухудшение семенной продукции.

Итак, ненормальное течение мейозиса при образовании пыльцы и макроспор *S. tau-saghyz*—явление случайное, вызванное не гибридизацией, а воздействием низкой температуры, повышенной влажности на молодые бутоны и не является единственной и главной причиной большего или меньшего количества пустых семян.

Переходя к процессу оплодотворения у *S. tau-saghyz*, остановимся прежде всего на вопросе о жизнеспособности рылец.

Параллельно с наблюдениями над жизнеспособностью пыльцы, нами было произведено наблюдение над жизнеспособностью рылец, причем было установлено, что последние обычно жизнеспособны не более 3 дней. В течение 3 дней рыльца кастрированных цветков могут оставаться свежими, желтыми.

На рыльцах, опыленных на 3-й день после кастрации, пыльца так же быстро (не позднее чем через час после опыления) прорастала, как на 1-й и 2-й день после кастрации. На рыльцах, опыленных на 4-й и 5-й день после кастрации, пыльца обычно не прорастала, так как рыльца к этому времени уже бурели и подсыхали.

В сухую жаркую погоду рыльца *S. tau-saghyz* сохраняют свою жизнеспособность не более суток.

Данные по оплодотворению, которые нам удалось получить, крайне отрывочны и неполны, но мы все же остановимся здесь на них. Прежде всего важно было выяснить, через сколько времени после опыления происходит у *S. tau-saghyz* оплодотворение, так как от разрешения этого вопроса зависело разрешение другого вопроса: можно ли у *S. tau-saghyz* производить опыление не сейчас после кастрации, а на 2-й и 3-й день. Наблюдениями установлено, что оплодотворение у *S. tau-saghyz* происходит в 1-й же день после опыления, так как на 2-й день после опыления в зародышевых мешках уже было обнаружено присутствие 4—8—16-клеточных зародышей и многоклеточного эндосперма, а на 3-й день уже были обнаружены многоклеточные зародыши и эндосперм.

Второй вопрос, который нас интересовал, следующий: какое влияние на оплодотворение оказывают внешние условия и как протекает и осуществляется ли вообще оплодотворение в цветках, изолированных на инцухт. На первую часть вопроса мы можем ответить пока в общих чертах, что при сухой и солнечной погоде оплодотворение яйцеклетки и образование зародыша происходит раньше, чем в сырую и пасмурную погоду. Что касается прорастания пыльцы на рыльцах цветков, изолированных на инцухт, то нами обнаружено, что прорастание пыльцы при этом наблюдается чрезвычайно редко. В то время

как при опылении рылец пыльцой с другого куста через час после опыления огромное количество пыльцы уже начинало образовывать пыльцевые трубки, при самоопылении в цветках, изолированных на инцухт, пыльца, за редким исключением, пыльцевых трубок не образовывала. Редкие случаи прорастания пыльцы на рыльцах при самоопылении указывают на то, что при этом должны быть редкими и случаи оплодотворения и завязывания семян, что мы и имеем в действительности.

Процент удачи инцухта не превышал у *S. tau-saghyz* 1—2.

Итак, у *S. tau-saghyz* в цветках, изолированных на инцухт, очевидно, вследствие физиологической несовместимости, крайне редко происходит прорастание пыльцы, следовательно и оплодотворение. Этим, повидимому, и объясняется чрезвычайно небольшой процент завязывания семян у *S. tau-saghyz* при инцухте.

В результате оплодотворения у *S. tau-saghyz* возникают нормальные зародыши и эндосперм. Первое деление оплодотворенного ядра яйцеклетки обычно происходит после первого деления оплодотворенного вторичного ядра зародышевого мешка.

Зародыш у *S. tau-saghyz* образуется всегда один, причем он образуется только из оплодотворенной яйцеклетки. Никаких добавочных зародышей из клеток антипод, синергид и т. д. у *S. tau-saghyz* не обнаружено. Развитие зародыша идет совершенно так же, как у большинства двудольных растений, поэтому не будем останавливаться дольше на этом процессе. Тип образования эндосперма у *S. tau-saghyz* нуклеарный, так как здесь вслед за первым делением ядра эндосперма не образуется клеточной перегородки и ядра эндосперма лежат свободно в плазме зародышевого мешка (рис. 34). Перегородки между ядрами возникают позднее, когда в зародышевом мешке уже имеется некоторое количество свободных ядер эндосперма. Изредка у *S. tau-saghyz* первое деление вторичного ядра зародышевого мешка сильно запаздывает.

В то время как в большинстве случаев ко времени образования многоклеточного зародыша уже образуется многоклеточный эндосперм (рис. 35), в некоторых случаях в зародышевом мешке рядом с многоклеточным зародышем лежит неразделившееся ядро эндосперма (рис. 36). Аналогичное явление обнаружено В. Поддубной-Арнольди (1931) у *Cirsium arvense*, *Chicus benedictus*, *Echinops sphaerocephalus*, у партеногенетических видов *Chondrilla* и Киаруджи [*Chiarugi* (1927)] у *Militella pusilla*. По наблюдениям Киаруджи, отсутствие деления вторичного ядра зародышевого мешка у *Militella pusilla* зависит от того, что вследствие каких-то причин один из спермиев задержался у входа в зародышевый мешок и вторичное ядро зародышевого мешка оставалось не оплодотворенным, в то время как ядро яйцеклетки было нормально оплодотворено. Возможно, что и у *S. tau-saghyz* имеется аналогичная картина.

Наряду с опаздыванием образования эндосперма у *S. tau-saghyz*, нередки случаи запаздывания деления первого ядра яйцеклетки. На рис. 37 мы видим неразделившуюся яйцеклетку, в то время как в зародышевом мешке уже присутствует многоклеточный эндосперм. Причина задержки деления ядра в яйцеклетке осталась нами невыясненной.

После оплодотворения одна из синергид у *S. tau-saghyz* быстро дегенерирует, другая остается существовать более или менее продолжительное время. Что касается антипод, число которых никогда не бывает больше 3, причем они всегда только одноядерные, то они обычно скоро разрушаются, но в некоторых случаях они довольно

долго присутствуют и хорошо видны даже на стадии многоклеточных зародыша и эндосперма.

О числе хромосом в соматических клетках корешков S. tau-saghyz

Теперь обратимся к изучению хромосом в соматических клетках корешков *S. tau-saghyz*, произведенное В. Поддубной-Арнольди и Н. Стешиной. Как правило, диплоидное число хромосом у *S. tau-saghyz* — 14. Различные географические формы *S. tau-saghyz*, т. е. формы из Леонтьевки, Кайнар-Бастау, Джусалы, Джелаган-ата, Таутары и др., довольно сильно отличающиеся друг от друга по внешним морфологическим признакам, тем не менее имеют одно и то же число хромосом, равное 14.

Это же число характерно и для некоторых других исследованных нами видов *Scorzonera*, более или менее далеко отстоящих от *S. tau-saghyz*, напр. для *S. stricta*, *S. acanthoclada*, *S. taurica*, *S. hispanica* и *S. tragopogonoides*. У *S. tuberosa*, *S. ensifolia* и *S. nervosa* обнаружено по 12 хромосом. В близком к *Scorzonera* роде *Tragopogon* мы обнаружили числа хромозом равные 12 и 24, так напр., *T. ruber*, *T. major*, *T. brevirostris* и *T. parvifolius* имеют по 12 хромосом; *T. cupani*—24. Хромосомы у *S. tau-saghyz* крупные, длинные, резко выделяется одна пара хромосом, имеющая на концах своих небольших спутников (рис. 39).

До сих пор мы исследовали, главным образом, корешки, фиксированные жидкостью Навашина. Возможно, что применение других более тонких фиксаторов, напр. фиксатор Левитского, даст нам возможность подметить индивидуальность хромосом там, где мы в данный момент ее не обнаружили. Наряду с обычными для *S. tau-saghyz* пластинками, состоящими из довольно длинных и тонких хромосом, здесь были обнаружены пластинки с значительно укороченными и утолщенными хромосами.

Причина возникновения таких пластинок осталась нами невыясненной (рис. 38). Последние пластинки очень удобны для подсчета хромосом, но индивидуальность хромосом здесь почти не выражена. Спутники в таких пластинках отсутствуют.

При массовом исследовании корешков, полученных из семян сбора 1930 г., нами не было обнаружено никакого отклонения от характерного для *S. tau-saghyz* диплоидного числа хромосом, а именно 14 хромосом; при исследовании же корешков, полученных из семян сбора 1931 и 1932 гг., среди корешков с 14 хромосомами мы обнаружили корешки с отклоняющимися от 14 числами хромосом, а именно с 15, 16, 18, 19, 20 и 21 хромосомами (рис. 40—43). Эти числа хромосом были найдены в результате исследования корешков как проросших из семян общего, так и индивидуального сборов Бурненской и Атабаевской станций.

Нами установлено, что различия в числах хромосом у *S. tau-saghyz* непостоянны и не приурочены к той или иной географической форме, что в одной и той же форме могут быть различные числа хромосом. Несмотря на то, что такие резко отличные друг от друга географические формы *S. tau-saghyz*, как формы из Кайнар-Бастау, Леонтьевки, Джусалы и Джалаган-ата имеют сходное число хромосом, в пределах одной и той же географической формы обнаружены особи с разными числами хромосом.

Чем же объясняется наличие у *S. tau-saghyz* колебания в числах хромосом?

Для объяснения этого явления необходимо вспомнить то, что мы говорили выше, а именно: при изучении материала сбора 1931 и 1932 гг. как при развитии пыльцы, так и при образовании макроспор нами обнаружено, что мейозис, под влиянием воздействия неблагоприятных внешних условий (низкой и высокой температуры и повышенной влажности) протекал неправильно, в результате чего возникали гаметы с разными числами хромосом. Очевидно, жизнеспособными гаметами оказывались не только те, которые имели 7 хромосом, но и те, которые имели другие числа хромосом. При оплодотворении могли соединиться не только гаметы с 7 хромосомами, но и с отклоняющимися от 7 числами, в результате чего возникали особи с разными числами хромосом; при этом получались не только особи, имеющие четные диплоидные числа хромосом, равные 14—16—20, но и нечетные, равные 15—19—21. Особей, имеющих меньше 14 и больше 21 хромосом, мы пока не обнаружили. 21 хромосомные особи, повидимому, являются триплоидами. Тетра- и других полиплоидных особей не было обнаружено, но существование их вероятно, так как под действием низкой температуры у *S. tau-saghyz* как и у других растений, могли возникнуть жизнеспособные диплоидные гаметы, которые, соединяясь друг с другом или с гаплоидными гаметами, могли вызвать появление этих форм.

У *S. tau-saghyz*, как и у гибридов, имеющих нормальное половое размножение, нечетное число хромосом в соматических клетках не может оставаться постоянным, и в потомстве таких растений, если они окажутся жизнеспособными, снова будут возникать особи с различными числами хромосом, причем с нечетными числами хромосом всегда будет связано неправильное течение мейозиса при образовании пыльцы и зародышевых мешков и частичная стерильность их. У видов *Chondrilla*, благодаря партеногенезу, нечетное число хромосом (= 15) удержалось и остается постоянным.

Какие выводы можно сделать из того, что у *S. tau-saghyz* обнаружено различие в числах хромосом, хотя и не приуроченное к той или иной географической форме? Может ли возникновение у *S. tau-saghyz* особей с отклоняющимися от 14 числами хромосом иметь значение для формообразовательного процесса?

Трудно ответить на этот вопрос, но мы выскажем здесь ряд предположений.

Во-первых, может быть особи *S. tau-saghyz* с отклоняющимися, особенно нечетными, числами хромосом окажутся нежизнеспособными и не дадут потомства как в природе, так и в культуре. В культуре мы не имели пока взрослых растений, а в природе у взрослых растений мы не обнаружили отклонений в числах хромосом. Тем не менее трудно предположить, что те неблагоприятные для процесса редукции при созревании гамет внешние условия, которые наблюдались нами в 1931 и 1932 гг. и которые повлекли за собой образование особей с отклоняющимися числами хромосом, представляют собой исключительное явление и не возникали раньше. Что у взрослых растений мы не обнаружили отклонений в числах хромосом,—может указывать либо на то, что такие особи *S. tau-saghyz* нежизнеспособны, либо на то, что мы оперировали еще с недостаточно обширным материалом, а потому и не могли обнаружить их в природе.

Если первое предположение оправдается, в чем мы, однако, сомневаемся, то тогда возникновение у *S. tau-saghyz* особей с различными числами хромосом не может иметь значения для формообразовательного процесса.

Во-вторых, может быть особи с отклоняющимися числами хромосом окажутся жизнеспособными и дадут потомство, но потомство это, несмотря на отличия в кариотипах, не будет резко отличаться от предков по морфологическим и физиологическим признакам. Если изменения в кариотипах очень малы, то действительно трудно ожидать, что они отчетливо проявятся в изменении внешних признаков растения. Выше мы уже отмечали, что такие резко отличные по внешне-морфологическим и физиологическим признакам географические формы *S. tau-saghyz*, как формы Кайнар-Бастау, Джусалы, Леонтьевки и Джилаган-ата, имеют одинаковое число хромосом, равное 14. Может быть и наоборот, различия в кариотипах, особенно не слишком резкие, могут не выявиться в фенотипах и различно хромосомные особи *S. tau-saghyz* внешне не будут отличаться заметно друг от друга.

Но если изменения в кариотипе будут значительными, если в природе у *S. tau-saghyz* образуются и выживают полиплоидные формы, то у таких форм мы имели бы уже больше шансов ожидать резкие отличия во внешней морфологии. Кроме того, некоторые из этих форм в силу большей устойчивости и уравновешенности у них хромосомного набора, могли бы оказаться вполне плодущими и константными.

Если различия в числах хромосом не выявятся в ясно обнаруживаемом изменении внешней формы и если потомство от таких растений, в силу его пониженной плодовитости, вытеснится исходными, более фертильными формами, то тогда само собой разумеется, что это явление не будет иметь значения для формообразовательного процесса в природе. Значит ли это, что оно не будет иметь значения и в культуре? — Конечно нет. Вполне возможно, что в культуре можно будет получить от них потомство в любом количестве поколений и выделить из них формы наиболее интересные и полезные в хозяйственном отношении. Путем отбора, скрещиваний и экспериментального получения мутаций мы не только можем закрепить, но также углубить и даже вызвать новые изменения в хромосомном наборе, которые приведут к образованию новых наследственных форм. Кроме того, мы можем добиться устранения частичной стерильности при помощи экспериментального получения более константных тетраплоидных форм.

В-третьих, может быть особи с отклоняющимися числами хромосом окажутся жизнеспособными и дадут потомство как в природе, так и в культуре, которое будет отличаться от предков не только по кариотипам, но и по фенотипам, и которое не вытеснится исходными формами. Тогда обнаруженное нами явление может представлять интерес не только для формообразовательного процесса в культуре, но и в природе, несмотря даже на то, что формы *S. tau-saghyz*, с отклоняющимися числами хромосом, особенно формы с нечетными числами, могут быть частично стерильными. В случаях возникновения тетраплоидов, путем ли естественным или искусственным, стерильность может устраниться.

Итак, несмотря. на то, что колебание в числах хромосом у *S. tau-saghyz* связано с нарушением мейозиса при созревании гамет, не под влиянием гибридизации, или наличия особых генов, а под влиянием воздействия внешних условий, в частности низкой t° и высокой влажности, раз возникнув, оно может быть сможет закрепиться и дать начало образованию новых наследственных форм, особенно если в это дело вмешается человек.

Заключение

1. В результате цито-эмбриологического исследования различных географических форм *S. tau-saghyz* мы пришли к заключению, что формы эти по своим цито-эмбриологическим признакам не отличаются резко друг от друга; поэтому признаки эти пока вряд ли могут значительно облегчить работу селекционеров по вопросам внутривидовой систематики нашего каучуконоса. Исследуя кариологию *S. tau-saghyz*, мы до сих пор главное внимание уделяли числам хромосом, но помимо этого меобходимо также исследование формы последних, так как при одинаковости в числах хромосом, различные расы *S. tau-saghyz* могут отличаться формой хромосом.

Применение более тонких методов фиксации и измерение хромосом помогут подметить отличия там, где мы до сих пор их не находили. Поэтому в ближайшее время для изучения формы хромосом нами будут применены методы фиксации и измерение хромосом, предложенные проф. Левитским. Только после изучения формы хромосом у различных рас *S. tau-saghyz* можно будет сделать окончательные выводы относительно значения цитологического метода для внутривидовой систематики и филогении *S. tau-saghyz*.

Относительно происхождения *S. tau-saghyz* наши данные также мало дали. Единственно, что мы можем сказать, основываясь на изучении у него созревания половых элементов и хромосомного набора в соматических клетках, так это то, что нарушения нормального течения мейозиса у *S. tau-saghyz* не является следствием гибридизации, как это предполагали некоторые систематики, а вызваны внешними условиями.

2. Несмотря на то, что цитологический метод пока не дал нам ничего особенно ценного для внутривидовой систематики *S. tau-saghyz*, он сыграл значительную роль тем, что помог выяснить причину и характер стерильности у *S. tau-saghyz*, помог обнаружить, что в природе на диких зарослях под влиянием воздействия неблагоприятных внешних условий (низкой температуры и повышенной влажности) на созревание гаметофитов у *S. tau-saghyz* возникли новые хромосомные абберации, которые, вероятно, связаны с образованием новых наследственных форм.

Если последнее предположение правильно, то мы обнаружили у *S. tau-saghyz* на диких зарослях начало формообразовательного процесса, который может оказать влияние на дальнейшую эволюцию *S. tau-saghyz*. В природе этот зачаток формообразовательного процесса может затухнуть, новые формы могут вытесниться старыми, но в культуре его можно закрепить и расширить путем усиленного отбора и размножения форм с отклоняющимися от 14 числами хромосом, особенно более константных и плодущих тетраплоидных форм. Если к этому еще прибавить скрещивания между различно-хромосомными формами и искусственное получение хромосомных мутаций, то может быть, окажется возможным значительно обогатить *S. tau-saghyz* новыми наследственными формами. Само собой разумеется, что чем богаче будет разнообразие форм у *S. tau-saghyz*, тем легче будет выделить из него наиболее интересные и полезные для хозяйства формы.

3. Изучая характер размножения *S. tau-saghz*, мы обнаружили, что у него, как и у других видов *Scorzonera* и видов *Tragopogon*, имеется нормальный половой процесс, причем растение это не самоопыляющееся, а перекрестно-опыляемое, т. е. растение самостериль-

ное, вследствие физиологической несовместимости. У *S. tau-saghyz*, как и у других видов *Scorzonera*, образуется нормальный, гаплоидный 8-ядерный зародышевый мешок. Зародыш возникает из оплодотворенной яйцеклетки.

В виду того что *S. tau-saghyz* растение перекрестно-опыляемое и размножающееся нормальным половым путем, к нему следует применить обычные для таких растений методы аналитической селекции, кроме того к нему возможно применить и методы синтетической селекции, в частности метод скрещивания.

4. Нормальный ход полового процесса *S. tau-saghyz* иногда нарушается, и образуются стерильная пыльца и зародышевые мешки. Стерильность пыльцы *S. tau-saghyz* тесно связана с нарушением нормального хода мейозиса; стерильность зародышевых мешков отчасти связана с ненормальным течением мейозиса при образовании макроспор, отчасти, вероятно, с недостатком питания срединных цветков.

Нарушение нормального течения мейозиса у *S. tau-saghyz*, повлекшее за собой образование особей с различными числами хромосом,— явление случайное, вызванное воздействием неблагоприятных внешних условий, в частности низкой температуры, повышенной влажности на ход созревания гамет.

5. Образование пустых семян *S. tau-saghyz*, обнаруженное в 1931—1932 гг., не столько связано с частичной стерильностью пыльцы и зародышевых мешков, вызванной нарушением нормального хода мейозиса под влиянием температуры, сколько, главным образом, с повреждением насекомыми, неблагоприятными внешними условиями, препятствующими опылению и оплодотворению, и частичной стерильностью срединных цветков, вызванной какими-то физиологическими причинами, может быть, недостатком питания их.

6. Нами установлено, что пыльца и рыльца *S. tau-saghyz* отличаются продолжительной жизнеспособностью. Пыльца *S. tau-saghyz* сохраняет свою жизнеспособность в течение не менее года; рыльца—в течение трех дней. При условии, что оплодотворение у *S. tau-saghyz* происходит в 1-й же день после опыления, при искусственном опылении можно опылять рыльца не только на 1-й, но и на 2-й и даже на 3-й день после кастрации, что очень важно, так как неблагоприятные внешние условия могут помешать опылить рыльце *S. tau-saghyz* в 1-й же день после кастрации.

Нами также установлено, что пыльцу *S. tau-saghyz* легко хранить и пересылать с места на место без всяких особых предосторожностей. Эти свойства пыльцы *S. tau-saghyz* значительно расширяют границы возможных скрещиваний, так как позволяют скрещивать между собой различные географические формы *S. tau-saghyz*, удаленные друг от друга на большие расстояния и цветущие неодновременно друг с другом.

7. По эмбриологическим признакам различные виды *Scorzonera* очень сходны друг с другом и с *S. tau-saghyz*. Они имеют сходный тип строения пыльцы и зародышевого мешка. По числам хромосом многие виды *Scorzonera* сходны с *S. tau-saghyz*, так как имеют 14 хромосом. Но некоторые виды *Scorzonera*, напр. *S. tuberosa*, *S. ensifolia* и др. имеют иное число хромосом, а именно 12. Пыльца многих видов *Scorzonera*, *S. taurica*, *S. tragopogonoides*, *S. stricta* и др. хорошо прорастала на рыльцах *S. tau-saghyz*. Возможность скрещивания *S. tau-saghyz* с различными видами *Scorzonera* была доказана; возможность же скрещивания его с представителями рода *Tragopogon* пока не выяснена. Предварительные данные, полученные нами, указывают на то,

что в роде *Tragopogon* отношения чисел хромосом иные, чем в роде *Scorzonera*. Так у многих видов *Tragotogon*, у *T. ruber*, *T. major*, *T. brevirostris* и др., обнаружено 12 хромосом, у *T. Cupani*—24. Различие в числах хромосом близких, а тем более далеких видов, может повлиять на успех скрещивания, и гибридов либо вовсе не возникнет, либо они будут иметь значительную, а подчас и полную стерильность.

8. Что касается скрещиваний, то для *S. tau-saghyz* в этом отношении установлены огромные возможности и перспективы. Другое мы видим в отношении инцухта. Процент удачи инцухта у *S. tau-saghvz* крайне ничтожен, потому что при самоопылении пыльца у *S. tau-saghyz* крайне редко прорастает, а, следовательно, крайне редко может произойти и оплодотворение.

9. Наряду со стерильностью, вызванной воздействием низкой температуры и повышенной влажности на ход созревания гамет, а также со стерильностью, вызванной недостатком питания срединных цветков, повреждениями насекомыми и нарушением нормального опыления, у *S. tau-saghyz* обнаружена самостерильность, вызванная физиологической несовместимостью.

10. В результате наблюдений над грандиозным экспериментом по воздействию температуры и повышенной влажности на ход созревания гамет у *S. tau-saghyz*, поставленного на диких зарослях самой природой, мы имеем случай убедиться, что в природе, аналогично тому, что уже неоднократно наблюдалось в лаборатории, неблагоприятные внешние условия сильно влияют на ход мейозиса при созревании гамет, нарушая правильность его течения и способствуя образованию особей с различными числами хромосом, что может быть сможет оказать влияние на процесс образования новых форм и эволюцию вида. Полученные нами наблюдения показывают, как легко у *S. tau-saghyz* вызвать получение хромосомальных аберраций искусственным путем, воспользовавшись уроком, данным самой природой.

Москва

Январь, 1933 г.

Литература

1. Aase H. C. Cytologie of *Triticum, Secale* a. *Aegilops* hybrids with Reference to Phylogenie. Research Studies of the State College of Washington, 1930. Vol. 2. № 1. — 2. Babcok E. a. Claussen J. Meiosis in two species a. three hybrids of *Crepis* a. its bearing on taxonomic relationship. Univ. of California Public. in Agricult. Scienc. 1929. Vol. 2. № 15. — 3. Bleier H. Experimentell-zytologische Untersuchungen. Einfluss abnormaler Temperatur auf die Reduktionsteilung. Zeitschr. für Zellforsch. und mikroskopische Anatomie. 1930. Bd. 11. H. 1. — 4. Bleier H. Untersuchungen über die Sterilität der Kartoffel. Archiv für Pflanzenbau. 1931. Bd. 5. H. 3. — 5. Borgenstamm E. Zur Zytologie der Gattung *Syringa* nebst Erörterungen über den Einfluss äusserer Faktoren auf die Kernteilungsvorgänge. Archif für Bot. 1922. 17. Bd., № 15 — 6. Belling J. The origin of Chromosomal Mutation in *Uvularia*. Journ. of. Genet. 1925 Vol. XV. — 7. Belling J. A method for the Study of Chromosomes in Pollen-Mother-Cells. Univ. of California Publ. Bot. 1928. Vol. 19, № 9. — 8. Goodspeed T. H. a. Avery P. Nature and Significance of Structural Chromosome Alterations Induced by X-rays and Radium. Cytologia 1. 1930.— 9. Goodspeed T. H. Cytological a. other features of variants plats produced from X-rayed sex cells of *Nicotiana tabacum*. Bot. Gaz. 87. 1930. — 10. Hagerup O. Ueber Polyploidie in Beziehung zu Klima. Ökologie und Phylogenie. Hereditas, 1932. Vol. XVI. — 11. Jörgensen C. The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. Journ. genetics. 19. 1928. — 12 Ivanova-Parojskaja M. The sterility of the pollen in the „female" grap varieties of Asia Media. Bullet. of Applied Bot. Genet. a. Plant Breeding. 1930. Vol. XXIV. № 1—13. Karpechenko G. D. Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* × *Brassica oleracea* L. Bullet. of Applied Bot. of Genet. a. Plant Breeding. 1927. Vol. 17, № 3. — 14. Kobel L. Zytologische Abtnormitäten bei Apfel u. Birnsorten und ihre Folgen. Verh. Schweizer. Naturf. Ges. 107. Jahresvers. Freiburg II. 1926. — 15. Ljungdahl N. Ueber die Herkunft der in der Meiosis konjugierenden Chromoso-

men bei *Papaver*-Hybriden. Sv. Bot. Tidskr. 18. 1924. — 16. Michaelis G. Ueber den Einfluss der Kälte auf die Reductionsteilung von *Epilobium*. Planta 1. 1925. — 17. Poddubnaja W Spermatogenesis bei einigen *Compositae*. Planta. Bd. 4. H. 3. 1927. — 18. Poddubnaja-Arnoldi W. Ein Versuch der Anwendung der embryologischen Methode bei der Lösung einiger systematischer Fragen. Beihefte zum Bot. Centralblatt. Bd. XLVIII, Abt. II. 1931. — 19. Poddubnaja-Arnoldi W. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung bei einigen *Chondrilla*-Arten. Planta, 1933 Bd. 19. H. 1. — 20. Renner. Artbastarde bei Pflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaft. 1929. Bd. 2.— 21. Rosenberg O. Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen. Handbuch der Vererbungswiss. Berlin. 1930 — 22. Pfundt. Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer des Blüstenstaubes. Jahrb. für wiss. Bot. 1910. Bd. 47—23. Rybin V. A. On the number of chromosomes observed in the somatic a. reduction division of the cultivated apple in connection with pollen sterility of some of its varieties. Bullet. of Applied. Bot., of Genet. a. Plant Breeding. 1927. Vol. 17. № 3 — 24. Sapehin A. A. Hylogenetic Investigations of the Vulgare Grup in *Tritcum*. Bullet of Applied. Bot., Genet. a. Plant Breeding 1928. Vol. 19. № 1—25. Schnarf K. Embryologie der Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie 2. Berlin, 1928—26. Schürhoff O. Zur Apogamie von *Calycanthus*. Jb. wiss. Bot. Bd. 52. 1913—27. Sakamura T. a. How J. Ueber die experimentell veranlasste Entstehung von keimfähigen Pollenkörnern mit abweichenden Chromosomenzahlen Jap. Journ. of Bot. 3—1926. — 28 Stebbins G. Z. Cytologie of *Antynnaria*. Bot. Gazett. 1932. Vol. XCIV. № 1 — 2.—29. Stow L. A Cytological Study on Pollen Sterillity in *Solanum tuberosum* L. Jap. Journ. of Bot. 1927. Vol. III. № 3—30. Stow I. Experimental Studies on the Formation of the Embryosac-Like Giant Pollen Crain in the Anther of *Hyacinthus orientalis*. 1930. Vol. 1. № 4—31. Stout L. B. Types of Sterility in plants and their significans in horticultur. Memoir of the Horticult. Society of New-York, 1927. Vol. 3—32. Tischler G. Investigations Concerning the Causation of Gametic Sterility. Mem. of the Horticult. Society of New-Iork 1921. Vol. 3—33. Webber W. The smears methods for Chromosomes in microsporogenesis. Univ. California. Publ. Bot. 1921. Vol. 14. № 15—34. Darlington C D. A Recent Advanges in Cytology. Churchill. 1932—35. Chiarugi A. a. Francini E. Apomissia in *Ochna serrulata* Walp. Nuovo giorn. Bot. Ital. 1930. № T. 37.

Объяснение рисунков

1. Ненормальная телофаза гетеротипического деления с добавочным ядром у *S. tau-saghyz* . . . . . × 3000
2. Тетрада микроспор с добавочными ядрами . . . . . × 3000
3. Образование одной 4-ядерной пыльцы, вместо тетрады . . . . . × 3000
4. 9 микроспор . . . . . × 2250
5. Гексада микроспор . . . . . × 2250
6. Участок пыльника с многоядерной пыльцой . . . . . × 500
7. " . . . . . × 500
8. Участок пыльника с дегенерирующей пыльцой . . . . . × 500
9. Участок пыльника с морфологически разнородной пыльцой . . . . . × 500
10. Первое деление первичного ядра пыльцевого зерна . . . . . × 2250
11. " . . . . . × 2250
12. Молодые спермии в пыльце . . . . . × 2250
13. Вполне зрелые спермии в нормальной пыльце . . . . . × 2250
14. Гигантская пыльца со спермиями . . . . . × 2250
15. Диакинезис в материнской клетке макроспор . . . . . × 1000
16. Ненормальная метафаза гетеротипического деления при образовании макроспор . . . . . × 1000
17. " . . . . . × 1000
18. Диада макроспор с добавочными ядрами . . . . . × 1000
19. Ненормальное гомеотипическое деление при образовании макроспор . . . × 1000
20. " . . . . . × 1000
21. Несинхроничное деление клеток диады . . . . . × 1000
22. Три клетки макроспор . . . . . × 1000
23. Триада макроспор с добавочными ядрами . . . . . × 1000
24. Тетрада макроспор с добавочными ядрами . . . . . × 1000
25. Одноядреная стадия зародышевого мешка . . . . . × 1000
26. Нормальный 8-ядерный зародышевый мешок . . . . . × 500
27. 8-ядерный зародышевой мешок с дегенерирующей яйцеклеткой . . . . . × 500
28. Недоразвитый яйцевой аппарат . . . . . × 1000
29. Нормальный яйцевой аппарат . . . . . × 1000
30. Трехъядерная яйцеклетка . . . . . × 1000
31. Яйцеклетка, одна синергида и вторичное ядро зародышевого мешка из трех ядер . . . . . × 1000

32. 8-ядерный зародышевый мешок с полным отсутствием в нем диференцировки (два ядра не изображены на рис., так как они были на другом срезе) × 400
33. Дегенерирующий зародышевый мешок . . . . × 400
34. Первое деление вторичного ядра зародышевого мешка и не разделившаяся яйцеклетка . . . . × 400
35. Многоклеточные зародыши и эндосперм . . . . × 400
36. Многоклеточный зародыш и неразделившееся ядро эндосперм . . . . . . × 400
37. Неразделившаяся яйцеклетка и многоклеточный эндосперм . . . . . . × 400
38. Пластинка хромосом из клетки корешка . . . . × 400
39. „ „ „ „ . . . . × 3000
40. „ „ „ „ . . . . × 3000
41. „ „ „ „ . . . . × 3000
42. „ „ „ „ . . . . × 3000
43. „ „ „ „ . . . . × 3000

Примечание. Таблицы рисунков, приложенные к работе, являются воспроизведением фотографий, изготовленных из штриховых рисунков с уменьшением приблизительно вдвое.

W. PODDUBNAJA-ARNOLDI, N. STESCHINA und A. SOSNOWEST

Materialien zur Biologie des Blühens und der Fortpflanzung von Scorzonera tau-saghyz Lipsch. et Bosse

Zusammenfassung

1. Bei der Untersuchung der Fortpflanzung von *Scorzonera tau-saghyz* haben wir festgestellt, dass diese Pflanze, wie auch andere *Scorzonera*- und *Tragopogon*-Arten einen normalen geschlechtlichen Befruchtungsvorgang besitzt. Als Regel wird hier ein normaler, haploider, achtkerniger Embryosack und ein normalen, haploider Pollen mit gut entwickelten Spermien gebildet; der Embryo entsteht aus einer befruchteten Eizelle, dabei wird stets nur ein Embryo gebildet (irgendwelche Adventiv-Embryonen aus den Antipoden, Synergiden oder aus den Nuzelluszellen haben wir nicht finden können). Zwar erleidet der normale Verlauf des Befruchtungsvorgangs bei *Scorzonera tau-saghyz* bisweilen Störungen, woraus sich eine teilweise Sterilität des Pollens und der Embryosäcke ergibt. Die Sterilität des Pollens ist hier eng mit der Störung des normalen Ablaufs der Reduktionsteilung verbunden, die Sterilität der Embryosäcke ist wiederum in gewissem Grade vom anormalen Reduktionsverlauf bei der Makrosporenbildung, teils aber von der ungenügenden Nahrung der mittelständigen Blüten abhängig.

2. Der normale Verlauf des Reductionsvorgangs bei einer Reihe männlicher und weiblicher Gameten hat bei *Scorzonera tau-saghyz* in der schwachen Konjugation der Chromosomen, in dem ungleichzeitigen Auseinanderweichen derselben gegen die Pole, im Ausscheiden mancher Chromosomen ins Plasma und Entstehung der Adventivkerne ihren Ausdruck gefunden, als Folge kamen morphologisch verschiedene, ungleichchromosomige, manchmal unvollkommen oder anormal entwickelte und unlebensfähige Gameten zustande; bei der Vereinigung der Gameten mit ungleichen Chromosomenzahlen entstanden Individuen mit solchen Chromosomenzahlen, die von der bei *Scorzonera tau-saghyz* üblichen Anzahl – 14 — abweichen.

3. Bei der Aufklärung der Ursache der teilweisen Gametophytensterilität bei *Scorzonera tau-saghyz* haben wir festgestellt, dass die Sterilität hier nicht als Folge der Hybridisation anzusehen, sondern durch die Einwirkung äusserer Bedingungen herbeigeführt ist.

Der gestörte Reduktionsvorgang bei *Scorzonera tau-saghyz* hat die Ausbildung der Individuen mit ungleicher Chromosomenzahl mit sich gebracht — eine zufällige Erscheinung, die durch den Einfluss niedriger Temperatur und hoher Feuchtigkeit auf den Gang der Gametenreife mitbedingt war. In während des warmen und trockenen Wetters reifenden Knospen ging bie Reduktion ganz normal vor sich und wurden ganz normale und lebensfähige Gameten gebildet; in den während des kalten und niederschlagenden Wetters reifenden Knospen verlief der Reduktionsvorgang anormal und kamen teilweise sterile Gametophyten zur Bildung.

4. Mit der Gametophytensterilität, die durch den Einfluss niedriger Temperatur und erhöhter Feuchtigkeit auf die Gameten herbeigeführt ist und mit der durch die mangelhafte Nahrung der mittelständigen Blüten veranlassten Sterilität, ist bei *Scorzonera tau-saghyz* auch die Selbststerilität entdeckt worden, die durch die physiologische Unvereinbarkeit mitbedingt ist.

5. Obgleich die teilweise Gametophytensterilität bei *Scorzonera tau-saghyz* nur in den der Wirkung niedriger Temperatur und erhöhter Feuchtigkeit ausgesetzten Knospen entdeckt wurde, waren doch grössere oder geringere Mengen leeren Samens in allen Köpfchen zu finden. Die Bildung leeren Samens ist bei *Scorzonera tau-saghyz* hauptsächlich durch Beschädigung von Insekten und ungünstige Aussenbedingungen, die die Bestäubung und Befruchtung verhinderten, und durch die teilweise Sterilität der mittelständigen Blumen mitbedingt, welche durch irgendwelche physiologische Ursachen, vielleicht durch mangelhafte Nahrung derselben hervorgerufen war.

6. Der Anwendung der zytoembryologischen Methode in der Untersuchung von *Scorzonera tau-saghyz* kommt eine bedeutende Rolle zu, da sie uns die Möglichkeit verlieh, das Vorhandensein der Sterilität, sowie ihren Charakter und ihre Ursachen bei dieser den natürlichen Lebensbedingungen entnommener Pflanze klarzulegen. Diese Methode schenkte uns die Möglichkeit den Umstand festzustellen, dass in der freien Natur, im wilden Pflanzenbestand, unter der Einwirkung ungünstiger Aussenbedingungen (die Temperatur und erhöhte Feuchtigkeit) auf niedrige Gametenreife von *Scorzonera tau-saghyz* neue Chromosomenaberrationen gebildet werden, welche wahrscheinlich mit der Neubildung erblicher Formen verbunden sind. Wenn diese Vermutung richtig ist, so finden wir auf Grund der zyto-embryologischen Methode nachgewiesen, dass in dem wilden Bestand vom *Scorzonera tau-saghyz* ein neuer keimformbildenden Vorgangs entstanden ist, der von gewissem Einfluss auf weitere Evolution der Art sein kann.

In der freien Natur kann dieser neue Formbildungskeim zwar erlöschen, die neuen Formen können von den alten, die mehr sterilen von den fertileren verdrängt werden; wenn dieser Keim aber zur rechten Zeit aufgefangen und in die Kultur übertragen ist, so kann er vielleicht durch die Kultur erhalten bleiben, und durch eine sorgfältige Auswahl und Vermehrung der Pflanzen mit den von 14 abweichenden Chromosomenzahlen erweitert werden, was besonders für die mehr konstanten und fruchtbaren tetraploiden Formen gilt. Wenn wir die Kreuzung den ungleichchromosomigen Formen und die künstliche Zeugung von Polyploiden hinzufügen, so steht es zu vermuten, dass die Art *Scorzonera tau-saghyz* eine beträchtliche Bereicherung an neuen erblichen Formen erfahren kann.

7. Somit ergiebt sich aus unseren Beobachtungen am grandiösen, natürlichen Experiment über die Wirkung niedriger Temperatur und erhöhter Feuchtigkeit auf den Gang der Gametenreife bei *Scorzonera*

tau-saghyz, der gerade in wilden Dickichten und zwar nicht vom Menschen, sondern von der Natur selbst angestellt wurde, die Ueberzeugung, dass in der freien Natur, gleichsam wie es uns in einem Laboratorium entgegentritt, die ungünstigen Aussenbedingungen auf die Reduktionsteilung bei der Gametenreife von grosser Wirkung sind: sie stören ihren regelrechten Gang und geben Anlass zur Entstehung der Gameten mit verschiedenen Chromosomenzahlen—vielleicht sind sie daher imstande einen Einfluss auf den Vorgang der Formbildung und die Evolution der Art auszuüben.

С. Я. КРАЕВОЙ

К вопросу о вариировании хромосом у Scorzonera tau-saghyz

Предварительное сообщение

С 3 микрофото и 4 рис.

(Получено 22/I 1934)

Вопрос об изменчивости хромосом имеет уже пятидесятилетнюю историю, первая страница которой открыта в последнем двадцатилетии конца XIX века знаменитыми работами Страсбургера [Strassburger E. (1882)], который еще в то время, при неусовершенствованной методике исследования, обнаружил у *Funkia Sieboldiana* различную величину хромосом в одной и той же ядерной пластинке.

Позже уже появляются работы, специально посвященные вопросу различия хромосом. Но руководящую роль в этой области в смысле результатов и выработки методики, без сомнения, следует приписать Навашину С. Г. (1910, 1911, 1912, 1914—16, 1926) и его школе.

В последнее время проф. Левитский Г. А. провел ряд работ (1930, 1932) не только на классических объектах, но и на многих сельскохозяйственных растениях, которые в этом отношении являются трудными объектами.

Работами Левитского (1932) установлено, что при его более усовершенствованной методике исследование трудных объектов может также давать хорошие результаты. В правильности этого нам пришлось убедиться, применив хондриозомный фиксатор Левитского для *Pisum* (работа не опубликована), а также и в данной работе для установления морфологического вариирования и для подсчета хромосом у *Scorzonera tau-saghyz*.

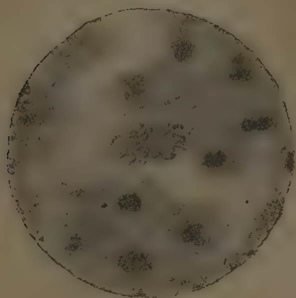
Предварительно отметим, что *S. tay-saghyz* Lipschitz et Bosse является хорошим объектом для изучения морфологических различий хромосом и, пожалуй, не уступит в этом отношении многим из классических объектов, несмотря на сравнительно большое число хромосом (по нашим подсчетам $2n = 14$).

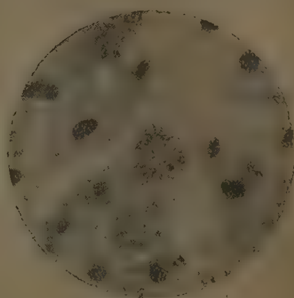
Материал и методика

Материал для исследования получен от Лысенко Т. Д. (Украинский институт селекции), который занимается изучением этого растения в отношении яровизации [1]). Исследования проводилось на срезах корешков пророщенных семян. По достижении, примерно, 1,5 *см* корешки фиксировались хондриозомным фиксатором Левитского, который

[1]) Немного позже был получен материал из Ин-та каучука и туттаперчи, на котором ниже приведенные данные повторились.

составлялся из 10% раствора формалина (от продажного) и 1% раствора хромовой кислоты, в объемных отношениях 1 : 1. В фиксаторе корешки находились 20 часов, после чего промывались в проточной воде в течение 18 часов, и затем материал обезвоживался. При обезвоживании применялись следующие градации спиртов: 25°, 45°, 65°, 80°, 96°, 100°. В первых градациях материал выдерживался по $^3/_4$ часа, в 3-й — 1 час, в 4-й — 2 часа, в 5-й—4 часа, в абсолютном спирту — 16 часов. В последнем случае спирт сменялся 2 раза, после чего корешки помещались на





Микрофото 1 (слева). Экваториальная пластинка из верхушки корешка *Scorzonera tau-saghyz* с соматическим набором хромосом $2n = 14$, которая зарисована на рис. 1.

Microphoto 1 (to the left). Metaphase plate from root tip of *Scorzonera tau-saghyz* with somatic chromosome complement $2n = 14$, drawn on fig. 1.

Микрофото 2 (справа). Экваториальная пластинка из верхушки корешка *Scorzonera tau-saghyz* с соматическим набором хромосом $2n = 14$, которая зарисована на рис. 3.

Microphoto 2 (to the right). Metaphase plate from root tip of *Scorzonera tau-saghyz* with somatic chromosome complement $2n = 14$, drawn on fig. 3.

6 часов в смесь абсолютного спирта с ксилолом (в равных объемах), и, наконец, переносились на 12 часов в ксилол, который сменялся 2 раза. После этого к ксилолу добавлялся постепенно парафин при комнатной температуре в течение 4 часов, потом пробирки с корешками помещались в термостат на 10 часов (4 часа с закрытыми пробками и 6 часов с открытыми) с температурой 40° С. Дальше материал выдерживался в чистом парафине при 58° С в течение 36 часов, причем парафин сменялся один раз. Такая методика дает возможность сравнительно быстро получить препарат. Препараты окрашивались гематоксилином по способу Гейденгайна. Срезы делались толщиной в 12 микронов. При такой толщине хромосомы довольно хорошо укладывались обоими концами на пластинке, что можно видеть даже на прилагаемых микрофотограммах (см. микрофото 1 и 2).

Зарисовки сделаны на уровне рабочего стола при совершенно одинаковой установке приборов. Рисовальный аппарат Abbé; объектив апохромат Цейсса 2 *мм*, компенсационный окуляр Цейсса 20 × Увиличение в 2850 раз (для контроля зарисовок сделано несколько микрофотограмм).

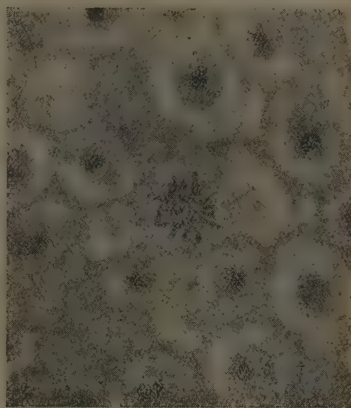
Морфологические различия хромосом

При изучении ядерных пластинок мной установлено, что диплоидное число хромосом у тау-сагыз равно 14 [это хорошо видно на прилагаемых микрофотограммах (1, 2, 3)]. Подсчитать количество хро-

мосом довольно легко, так как они хорошо укладываются (за немногими исключениями) в экваториальной пластинке и сравнительно мало перепутаны. Все хромосомы имеют каждая в отдельности свою определенную морфологию [что можно видеть даже на микрофотограммах (см. микрофото 1 и 3), не прибегая к зарисовке].

Рассмотрим по порядку представленные рисунки.

Даже при общем поверхностном рассмотрении рис. 1, представляющего собой зарисовку хромосом в экваториальной пластинке, можно заметить большое морфологическое разнообразие хромосом. Во-первых, бросается в глаза ясная расчлененность каждой хромосомы на 2 плеча с кинетической перетяжкой; во-вторых, большое количество спутников, и в-третьих, ясно выраженная морфологическая обособленность каждой хромосомы. Для удобства изучения отдельных хромосом все они занумерованы, и поскольку имеется в наборе по 2 гомологичных хромосомы, очень сходных между собой по морфологии (за исключением одной пары), то они занумерованы одной цифрой с отметкой: первая — одна черточка и вторая — две черточки.



Микрофото 3. Экваториальная пластинка из верхушки корешка *Scorzonera tau-saghyz.*

Microphoto 3. Metaphase plate from root tip of *Scorzonera tau-saghyz*

Рассмотрим отличительные особенности каждой пары в отдельности согласно нумерации.

Хромосомы (см. рис. 1) I′ и I″, аналогичные по своему внешнему облику, двуплечие с отношением плеч приблизительно 2: 1, на более длинных плечах имеют спутников. Спутники имеют форму шаров, прикрепленных нитями к плечам. Обе хромосомы с субмедиальными перетяжками. Диаметр спутников приблизительно равен половине толщины хромосомы. Хромосомы II′ и II″ лежат рядом, они двуплечие и обе с кинетической перетяжкой. Отношение плеч приблизительно равно 2: 1. На проксимальных концам плеч они имеют таких же спутников, как и хромосомы первой пары. Третья пара хромосом (III′ и III″) расположена рядом, двуплечие с медиальными перетяжками. На проксимальных концах плеч имеют характерные вильчатые окончания [1]). Хромосомы IV′ и IV″ близко расположены друг к другу, одна из них (IV′) крупнее. Обе они двуплечие с субмедиальными перетяжками и имеют на более коротких плечах спутников, которые имеют форму шаров, прикрепленных к укороченным плечам нитями. Плечо хромозомы IV′ свободно от спутников. Приблизительно до половины, начиная от конца, оно слабо окрашено, очевидно, вследствие намечающегося расщепления. Пятая пара расположенных рядом хромосом (V′ и V″) — двуплечие с субмедиальными перетяжками; одна из них (V′) имеет на укороченном плече вильчатое окончание, а на удлиненном, приблизительно в средине плеча — небольшой ахроматический участок (слабо окрашенный).

[1]) Очевидно, намечающееся расщепление хромосом.

Хромосомы VI′ и VI″ имеют морфологическое сходство, но вместе с тем имеют и различие, заключающееся в том, что хромосома VI′ имеет на более длинном плече головку. Обе хромосомы имеют субмедиальные перетяжки. Можно считать, что хромосома VI′ на более длинном плече имеет вторичную перетяжку, к которой прикреплена вышеупомянутая головка. Седьмая пара хромосом VII′ и VII″ морфологически сходные (см. рис. 1 и рис. 2), с медиальными перетяжками, двуплечие, отношение плеч приблизительно 1 : 1, расположены рядом. Не вдаваясь в более подробное описание индивидуальности хромосом, заметим, что каждая пара хромосом диплоидного набора, в этой ядерной пластинке, в особенности несущие спутники, а также вильчатые окончания (за некоторыми незначительными исключениями), имеют поразительно сходную морфологическую структуру (см. рис. 2) Каждая хромосома имеет свои морфологические особенности, по которым ее легко отличить среди других хромосом данного набора. Также отметим значительное варьирование хромосом по размерам, которое наглядно представлено на рис. 2.



Рис. 1. Экваториальная пластинка из верхушки корешка *Scorzonera tau-saghyz*. Объяснение в тексте.

Fig. 1. Metaphase plate from root tip *Scorzonera tau-saghyz*. Explanation in thet ext.

Вторая экваториальная пластинка (рис. 3) из верхушки корешка того же *S. tau-saghyz*, по сравнению с пластинкой рис. 1, обнаруживает огромную разницу.[1]

Общим между ними остается только количество хромосом и их двуплечесть. Рассмотрим в отдельности каждую пару хромосом. Хромосомы I′ и I″ приблизительно равновеликие, двуплечие, с субтерминальными перетяжками, с соотношением плеч приблизительно 3 : 1 морфологически близки и различаются между собой лишь расчлененностью проксимального конца хромосомы I′, что отсутствует у хромосомы I″. Вторая пара хромосом II′ и II″ также двуплечие с соотношением плеч приблизительно 3 : 1. Хромосомы III′ и III″ имеют соотношение плеч приблизительно 3 : 1. Эта пара хромосом находится в стадии расщепления. Большее плечо хромосомы III′ уже расщепилось; хромосома III″ находится в начальной стадии расщепления. Четвертая пара



Рис. 2. Диаграмма (из рис. 1), показывающая наглядно морфологические отличия отдельных хромосом и их варьирование в размерах. Объяснение в тексте.

Fig. 2. Diagram (from fig 1) distinctly showing the morphological differences of the separate chromosomes and their variability in size. Explanation in the text.

[1] Эти два типа пластинок встречались в корешках от разных семянок популяции.

хромосом (IV′ и IV″) приблизительно равноплечие; по размерам IV′ хромосома немного больше IV″. Хромосомы V′ и V″ одинаковые по размерам, но не равноплечие, с медиальными перетяжками. Соотношение плеч для хромосомы V″ приблизительно 1,5:1. Шестая пара хромосом (VI′ и VI″) одинаковой величины, неравноплечие, с субмедиальными перетяжками, морфологически соответствуют друг другу. Хромозомы VII′ и VII″ приблизительно одинаковой величины, с медиальными перетяжками, морфологически близки друг другу.



Рис. 3. Экваториальная пластинка из верхушки корешка *Scorzonera tau-saghyz*, ясно отличная по своему „фенотипу" от экваториальной пластинки, представленной на рис. 1. Об'яснение в тексте.

Fig. 3. Metaphase plate from root tip of *Scorzonera tau-saghyz*, which is distinctly different „phenotypicaly" from the metaphase plate given in fig. 1. Explanation in the text.

В общем, в этой пластинке все хромосомы двуплечие. Из них три пары хромосом неравноплечие с соотношением плеч 3:1, а остальные четыре пары имеют соотношение плеч 1:1 и 1,5:1. Особых морфологических отличий (спутников) в этой пластинке не имеется, но все-таки каждая хромосома имеет свою определенную морфологическую оформленность, что наглядно представлено на прилагаемой диаграмме (рис. 4).

Из приведенной диаграммы также наглядно видно вариирование хромосом по их размерам.

Обсуждение данных

Прежде чем перейти к обсуждению полученных данных, нужно отметить, что зарисованные пластинки не являются единичными. При массовом просмотре препаратов нам удавалось наблюдать именно только два представленных типа пластинок, причем эти типы встречаются

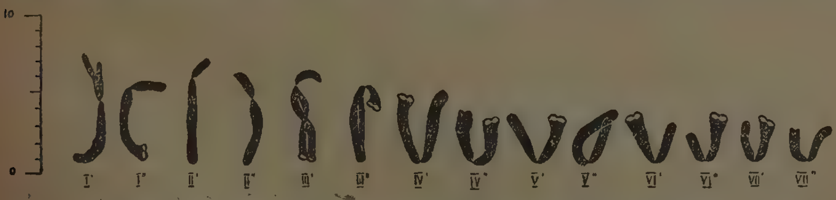


Рис. 4. Диаграмма (из рис. 3), показывающая морфологические отличия отдельных хромосом и их вариирование в размерах. Объяснение в тексте.

Fig. 4. Diagram (from fig. 3) showing the morphological differences of the separate chromosomes and their variability in size. Explanation in text.

в различных корешках. Также следует отметить, что при проведении работы применялась единая методика и один и тот же факсатор. Фиксировался материал и дальнейшая обработка проводилась в строго одинаковых условиях.

Перейдем к обсуждению фактических данных. Если сравним ядерную пластинку, изображенную на рис. 1, с пластинкой, изображенной на рис. 3, то увидим между ними большое различие. Что является общим в этих двух кариотипах? Общим является число хромосом и

их двуплечесть. Сходных по морфологии в этих двух наборах имеется лишь одна пара (рис. 1) хромосом (VII′ и VII″), которые можно, с большой натяжкой, сравнить с хромосомами IV′ и IV″, на пластинке, представленной на рис. 3. В пластинке, изображенной на рис. 1, хромосомы расположены парами, за исключением одной пары. Хромосомы каждой пары почти одинаковой величины и удивительно одинакового морфологического строения (см. микрофото 1 и рис. 1), и это явление повторяется в массовом масштабе. Во второй пластинке (рис. 3, микрофото 2) мы не имеем такого строго попарного расположения хромосом [1], а также не имеем и той удивительной морфологии хромосом (особенно спутники), которая наблюдается в пластинке, представленной на рис. 1.

Столь резкие морфологические различия в этих двух пластинках невольно вызывают вопрос, с одной стороны, о чистоте материала, над которым проводилось исследование в ботанико-систематическом отношении, и, с другой — о большом вариабилитете самих хромосом у данного растения. Здесь может быть два предположения: или же это явление указывает на то, что *S. tau-saghyz* как новое растение, которое еще мало изучено и не расчленено на определенные систематические единицы, является сложной популяцией, и вышеприведенные типы ядерных пластинок представляют собой различных компонентов популяции, или же кариотипу *S. tau-saghyz* свойственна большая амплитуда варьирования в целом и каждой хромосомы в отдельности.

Решить сейчас этот вопрос из-за отсутствия фактических данных в ту или другую сторону мы не можем. Заметим лишь, что как первое, так и второе предположение одинаково возможны. Но не исключена возможность и того, что в данным случае мы имеем дело с различными компонентами популяции [2]. Будет ли вопрос решен в смысле первого предположения или второго, — все равно это будет указывать на полиморфность данного вида. Это также подтверждается наличием у данного вида триплоидных, тетраплоидных и гексаплоидных наборов хромозом, недавно мной установленных (данные не опубликованы). Для окончательного решения этого вопроса, во-первых, нужно провести ботанико-систематическое исследование над теми растениями [3], из которого взят материал для исследования, и, во-вторых, привлечь более обширный материал для исследования.

На основании установленных фактов делаем следующие предварительные выводы.

1. у *Scorzonera tau-saghyz* Lipschitz et Bosse диплоидное число хромосом $2n = 14$.

2. Хромосомы все двуплечие, и каждая из них с одной кинетической перетяжкой. Все хромозомы и каждая в отдельности имеют свою особую морфологическую структуру.

3. Один из установленных кариотипов имеет семь хромосом с шарообразными спутниками. Хромосомы другого кариотипа вовсе не имеют спутников.

---

[1] Здесь нужно сделать оговорку о том, что в этой пластинке, возможно, нам и не удалось вполне точно разбить хромосомы на пары, так как некоторые хромосомы оказались перерезанными, что усложнило их разбивку.

[2] Уже после сдачи в печать этой работы Кобелев В. К. (ВИР) мне сообщил, что в Институте каучука и гуттаперчи В. А. Поддубная-Арнольди также наблюдала у этого объекта два типа ядерных пластинок: со спутниками и без спутников, что подтверждает наши наблюдения.

[3] Проросшие семена, из которых взяты корешки для исследования, высажены и растут, но растения еще очень слабо развились и внешних различий не удалось пока найти.

4. Установленные кариотипические различия указывают на полиморфность данного вида в ботанико-систематическом отношении. На это следует обратить внимание при селекции тау-сагыз.

5. Наборы хромосом установленных двух кариотипов значительно варьируют в пределах данного кариотипа, как по своей морфологии, так и по величине.

Работа проведена в Украинском ин-те селекции (Одесса). За предоставленную возможность и условия проведения работы приношу благодарность директору Ин-та Ф. С. Степаненко и зав. лабораторией генетики акад. А. А. Сапегину. Также приношу благодарность Т. Д. Лысенко за предоставленный материал для данного исследования.

Литература

1. Agar W. E. Transverse segmentation a. internal differentiation of chromosomes. Quart. Journ. of Microsc. Sci. 1913. Vol. 58. — 2. Левитский Г. А. Исследование морфологии хромосом. Тр. всес. съезда по генет., сел. семен. и плем. животнов. 1930. Т. 2. — 3. Muller Cl. Kernstudien in Pflanzen. Arch. f. Zellf. 1912. Bd. 8. — 4. Навашин С. Г. О некоторых явлениях при слиянии ядер в зародышевом мешке после оплодотворения и замечания о типическом делении ядер у *Fritillaria tenella*. Проток. засед. Киев. общ. естествоисп. 1910. — 5. Навашин С. Г. Об индивидуальных и видовых отличиях хромосом. Прот. засед. Киев. общ. естествоист. 1911 — 6. Навашин. С. Г. О диморфизме ядер в соматических клетках у *Galtonia candicans*. Изв. импер. Академии наук. 1912. — 7. Навашин. С. Г. О парном сочетании хромосом при делении соматичеких клеток. Докл. Ак. наук. 1926—8. Навашин. С. Г. О некоторых признаках внутренней организации хромосом. Сборник статей, посвящ. К. А. Тимирязеву. 1914—16. — 9. Sakamura. T. Studien über die Kernteilung bei *Vicia-cracca* 1. Univ. of Californ. Publicat. in Bot. V. 17, No. 3. 1914. — 10. Sakamura *T.* Ueber die Einschnürung der Chromosomen bei *Vicia faba* (VM). Bot. Magaz. Tokyo. Vol. 28. No. 329. 1915. — 11. Strasburger E. Über den Teilungsvorgang der Zellkerne u. das Verhältniss der Kernteilung zur Zellteilung. Arch. f Micr. Anat. 1882. Bd. 21. — 12. Strasburger E. Ueber die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. f. Wissenschaft. Bot. 1907. Bd. 44.

S. KRAYEVOY

Concerning the question of chromosome variation in scorzonera tau-saghyz L. et B.

(Preliminary note)

Chromosome variation has already been investigated for fifty years. This investigation was begun by Strasburger E. (1882, 1907). The greatest merit in the working out of methods of this investigation belongs to Navashin S. G. (1910, 1911, 1912).

Eminent work in this direction has been carried out by Lewitsky G. A. (1930, 1932). His methods give the posibility of detecting the chromosome variaton and in this way assists botainical and systematical investigations of the plant kingdom. Imyself applied the fixative fluid of Lewitsky in cytological investigations of *Scorzonera tau-saghyz* and obtained clear differentiation of the chromosome structure.

Material and methods

The material used in for this investigation was obtained from Lyssenko. T. D. (Ukrainian Plant-breeding Institute). The investigation was con-

ducted on mircroscopical sections of the root tips of *S. tau-saghyz*. The root tips were fixed by the Lewitsky method in chromeformalin fluid.

The preparates were stained by Haidenhain's ironhaematoxylin method. Sections were cut at thicknesses of 12 μμ. Drawings were made at working-table level with the same arrangement using the .apparatus Abbe, Zeiss 2mm objective and Zeiss compensation ocular 20x. Magnigication x 2850. For the control of drawings a few microphotos of preparations were made.

Chromosome morphological distinctions

The diploid chromosome number was established to be equal to 14. Tho number of chromosomes can be readly counted on the microphotos (№ 1 № 2). Each individual chromosome has its own definite morphological structure. (that may be seen even on the microphotos № 1, № 2).

All chromosomes are numbered for convenience, according to their similar morphological structure.

The investigated metaphase plate (fig. 1) indicates that all chromosomes are two-armed with one constriction attachment each. Two pairs of chromosomes with median constriction and five pairs with subterminal constriction. Six chromosomes bear each spherical satellites, which are attached by filaments to the arms.

The chromosome VI′ (fig. 1) bears spherical satellite on a shortened filament.

Each chromosome of this plate has a wonderful clearly expressed morphology, that is exhibited on fig. 2.

The chromosomes bearing satellites and also forked endings have a remarkably similar morphology (on fig. 1 see chromosomes I′ and I″, II′ and II″; III′ and III″; IV′: and IV″). If we examine the metaphase plate on fig. 3, we do not see such an elaborate chromosome morphology.

Of course on fig. 3 each chromosome has its definite morphology, but this less clearly expressed than on fig. 1. The common attributes of these two karyotypes are only the number of chromosomes and their v-shaped condition. In the second karyotype (fig. 3) the satellite which is seen in abundance in the first karyotype (fig. 1) is absent. Chromosomes vary not only in morphological features, but also in size. This is clearly exhibited on fig. 2 and fig. 4.

Discussion

The two plates of fig. 2 and fig.4 represent the two types occuring in different individuals. The roots were fixed with the same fixative fluid and all the preparations were carried out in identical conditions.

The comparison of the metaphase plate fig. 1. with the metaphase plate fig. 3 shows a very great difference even when superficially examined.

On the second plate (fig. 3) all satellites, which are characteristic for the first plate (fig. 1) are absent.

On the basis of such great difference of these two karyotypes of *Scorzonera tau-saghyz* we have no evidence as to whether we are dealing with a pure species which was taken for investigation, or with an extensive variation of chromosome morphology.

In this case two assumptions are possible: either the material in botanical and systematical relation is not divided into appropriate groups, and the karyotypes which we establish belong to different botanical and systematical units, or a very extensive variation of chromosome morphology is characterisic of this karyotype.

At the present time this question cannot be solved as both assumptions are equally possible. For the final decision of this question, firstly, it is necessary to study the plants from which the sample was taken for investigation and, secondly, to get more abundant material for our studies.

Conclusion

The data which are established in this paper permit to draw the following conclucions:

1. In *Scorzonera tau-saghyz* the somatic chromosome complement is $2n = 14$.
2 All chromosomes are two-armed and each of them has a kinetic constriction. All chromosomes and each separately have their particular morphological structure.
3 One ol the established karyotypes contains seven chromosomes with spherical satellites. In the second karyotype the chromosome has no satellites.
4. The established differences indicate a sharp polymorphism of this species in botanical and systematical relation; it is necessary to pay special attention to this distinctions when selecting this plant.

The material for this investigation was kindly put at the disposal of the author by L y s s e n k o T. D. (Ukranian Plant breeding Institute) and the author is greatly indebted to him.

Odessa 1933. 6. 12

М. А. РОЗАНОВА

Пути формообразования в роде Rubus

Предварительное сообщение

С 2 рисунками

(Получено 28/III 1934)

Род *Rubus*, в особенности подрод *Eubatus*—ежевик, включает большое число полиморфных видов. Полиморфизм выражен иногда настолько ярко, что трудно провести разграничение многих видов, установить их взаимоотношения и привести в определенную систему.

Впервые Лидфорсс [Lidforss (1899-1901, 1905-1907, 1914)] доказал экспериментально-генетически, что гибридизация является причиной полиморфизма. В последнее время это подтверждено и углублено цитолого-генетическими исследованиями. Именно, цитолого-генетические исследования устанавливают, что, во-первых, наблюдаемые числа полиплоидного ряда встречаются преимущественно в подроде *Eubatus*, во-вторых, что экспериментально путем гибридизации можно получить аллополиплоиды, т, е. такие полиплоиды, которые имеют двойной набор различных геномов, благодаря слиянию нередуцированных гамет или благодаря удвоению хромозомального набора вслед за оплодотворением. К аллополиплоидам следует отнести и полиплоиды, которые имеют полуторный набор хромосом, благодаря слиянию одной нередуцированной гаметы с нормальной гаплоидной.

Что касается первого цитологического доказательства значимости гибридизационных процессов в формообразовании, то ряд авторов [Лонглей—Longley (1923, 1924, 1927), Лонглей и Дэрроу—Longley-Darrow (1924, 1933), Хомисури Chomisury (1927), Крэн и Дарлингтон—Crane a. Darlington (1927), Густафсон—Gustafsson (1933)] установил, что в роде *Rubus* встречаются ди- три-, тетра- пента-, гекса-, окто-и дуодекаплоидные формы и виды, причем из 63 кариологически изученных видов подрода *Eubatus*—57 полиплоидных видов, т. е. около 81%, в то время как из 14 изученных видов подрода *Idaeobatus*—малин лишь 1 вид (*Rubus idaeus* L.) имеет полиплоидные формы, т. е. всего 7% полиплоидов. Последнее позволяет построить предположение, что гибридизационные процессы, которые наиболее интенсивно протекают в подроде *Eubatus*, связаны с явлением полиплоидии, и поэтому допустимо предположение, что полиплоидные виды и формы являются аллополиплоидами.

Последнее предположение подтверждается также работой Густафсона [Gustafsson (1933)], который кариологически исследовал распространенный в Западной Европе вид—*R. Bellardi* Whe. et N. Данный вид оказался пентаплоидом, причем морфология некоторых хромосом

(именно хромосом со спутниками), а также некоторые особенности редукционного деления (вторичная ассоциация хромосом) дали основание предположить, что *R. Bellarbi* является аллополиплоидом. Дальнейшую свою константность *R. Bellardi* (согласно Густафсону) сохраняет благодаря псевдогамии (или, возможно, благодаря индуцированному партеногенезу), при которой, несмотря на опыление пыльцой различных видов, потомство всегда тождественно с материнским растением, пыльца лишь стимулирует развитие зародыша. Партеногенез, наблюдаемый у *R. Bellardi*, является в свою очередь также некоторым подтверждением гибридного происхождения данного вида, так как в литературе имеются указания, что партеногенетическое или апогамное развитие часто является следствием гибридизации [Эрнст — Ernst (1918), Остенфельд — Ostenfeld (1921)].

Таким образом, анализ, произведенный Густафсоном пока одного вида дает подтверждение явлению аллополиплоидии в подроде *Eubatus*.

Второе цитолого-генетическое доказательство того, что гибридизация является одним из основных факторов образования новых форм и видов, новых аллополиплоидов, является экспериментальное получение полиплоидов.

Первой работой в этом направлении является работа Крэна и Дарлингтона [Crane a. Darlington (1927)]. Эти авторы намечают два пути к образованию полиплоидных форм: во-первых, полиплоиды образуются путем выпадения редукционного деления при образовании женской гаметы и последующего слияния такой нередуцированной гаметы с нормальной мужской, во-вторых, путем слияния гаплоидных гамет и последующего соматического удвоения. Первый путь доказывается авторами экспериментально, второй — на основе имеющихся примеров таких сортов, которые считаются гибридами. Так, при скрещивании двух разнохромосомных ежевик *R. rusticanus* var. *inermis* Wild.×*R. thysiger* Bab. (n=7 и n=14), в F_1 кроме двух стерильных триплоидов получен плодовитый тетраплоид. Данный тетраплоид по предположению Крэна и Дарлингтона возник благодаря слиянию нередуцированной женской гаметы с нормальной гаплоидной мужской, в результате чего у тетраплоида получилось по два семихромосомных набора каждого вида. На основе этого эксперимента авторы заключают, что и сорт Laxtonberry ($2n$=49), предполагаемый гибрид между сортом Loganberry ($2n$=42) и *R. idaeus* ($2n$=14) произошел очевидно таким же путем, т. е. слиянием нередуцированной 42-хромозомной гаметы сорта Loganberry с нормальной редуцированной хромозомной гаметой отцовского растения *R. idaeus* ($2n$=14).

Несколько иначе по их мнению происходит образование полиплоидного сорта Loganberry ($2n$ = 42) и Veitchberry ($2n$ = 28). Loganberry является предполагаемым гибридом между ежевикой *R. ursinus* var. *vitifolius* и малиной *R. strigosus*. Предполагая, что ежевика была тетраплоидом, а малина диплоидом, авторы допускают, что полученный в результате этого скрещивания триплоидный сеянец удвоил затем соматически хромозомальный набор. Также и сорт Veitchberry, вероятный гибрид между *R. rusticanus* ($2n$ = 14) и *R. strigosus* ($2n$=14), мог произойти путем слияния двух гаплоидных гамет и дальнейшего удвоения. Как видно из данных примеров, только первый случай получения тетраплоида при скрещивании *R. rusticanus* × *R. thyrsiger* доказан авторами экспериментально, остальные являются предположениями, требующими экспериментального доказательства. Но и указанный случай экспериментального получения тетраплоида является безусловно веским доказательством того, что путем

гибридизации могут быть созданы новые формы, новые виды. Согласно авторам, выпадение редукционного деления и апогамия являются главными причинами, создающими систематическую запутанность рода *Rubus*.

Приступая к выяснению вопросов формообразования в роде *Rubus*, мы поставили вначале следующие две задачи к разрешению: во-первых, выяснить более ясно пути образования аллополиплоидов и получить желательный амфидиплоид [1]; во-вторых, выяснить происхождение видов серии *Sub-Idaei*, которые являются предполагаемыми гибридами.

Для правильного выбора объектов для скрещивания мы должны были учесть следующие данные:

На основе экспериментальных работ различных авторов [сводка у Дарлингнона (1932) и Винге—Winge (1932) установлено, что возникновение амфидиплоидов происходит наиболее часто при отдаленных скрещиваниях, преимущественно таких, которые стоят на границе скрещиваемости. Таким образом, получены константные гибриды *Raphanus* × *Brassica*, *Aegilops* × *Triticum*, *Secale* × *Triticum*, *Nicotiana paniculata* × *N. rustica*, *Digitalis purpurea* × *D. ambigua* и некоторые другие. При этом амфидиплоиды выявляются или в F_2 или в F_1. При возникновении амфидиплоидов. в F_2,F_1 бывает или почти совершенно стерильно или с пониженной плодовитостью. Те немногие семена, которые получаются, дают обычно амфидиплоиды. Иначе говоря, жизненными оказываются те комбинации, которые получаются благодаря слиянию нередуцированных гамет. [2]

Лоуренс (Lawrence 1931) говорит об этом так: „положение аллополиплоидии требует, чтобы хромозомальные наборы соответственных родителей были бы в такой степени различны, что конъюгация должна происходить редко или не происходить вовсе.

При возникновенин амфидиплоидов в F_1, как например у *Aegilotriticum* [Чермак и Блейер (Tschermak u. Bleier, 1926)], удвоение хромозомного комлекса происходит в оплодотворенной яйцеклетке после скрещивания. Очевидно, и в этом случае причиной торможения деления яйцеклетки являются чуждые хромозомальные наборы [Левитский и Бенецкая (1931)].

Иногда амфидиплоиды возникают и при внутривидовых скрещиваниях и при близких межвидовых. Данные случаи можно отнести также к отдаленной гибридизации, так как они наблюдаются или при разнохромозомных скрещиваниях географически отдаленных рас [Winge, *Erophila verna* (1933)] или при разнохромозомных скрещиваниях двух близких видов, из которых одни гибридного происхождения [Рыбин, *Nicotiana tabacum* × *N. sylvestris* (1930)].

Но кроме путей отдаленной гибридизации образование аллополиплоидов может кажущимся образом происходить и иным путем, т. е. вне влияния гибридизации. Такой случай указан Крэн и Дарлингтоном при скрещивании *R. rusticanus* × *R. thyrsiger*, где отсутствие редукционного деления возникло не в F_1, а у родительской формы. Последнее обстоятельство может быть, вероятно, объяснено тем, что в роде *Rubus* наблюдается склонность к партеногенезу. В свою очередь, если допустить, что партеногенез, согласно теории Эрнста

---

[1] Амфидиплоид [термин Навашина М. (1927)] или аллотетраплоид, т. е. такой аллополиплоид, который имеет двойной диплоидный набор, один от отцовского и другй от материнского растения.

[2] Вопрос о том, как происходит образование амфидиплоидов у пшенично-ржаных гобридов, еще не выяснен [Левитский и Бенецкая (1931)]

(Ernst, 1918), является следствием гибридизации, можно сказать, что и в этом случае наблюдаемое отсутствие редукционного деления есть результат различия хромозомальных наборов, включенных в данную родительскую гибридную форму.

Таким образом, при постановке наших опытов, принимая во внимание вышесказанное, мы взяли для скрещивания два отдаленных вида из подродов *Idaeobatus* и *Eubatus*: *R. idaeus* L. и *R. caesius* L. Эти два вида были выбраны, во-первых, потому, что они различались числами хромозом (*R. caesius* — $2n = 28$, *R. idaeus* — $2n = 14$) и стояли на границе нескрещиваемости (1904), во вторых, потому что по данным Лидфорсса (1914) *R. caesius* является псевдогамным (мы предполагаем партеногенетическим) видом, вследствие чего можно было у него ожидать отсутствия редукционного деления. Кроме того, введение в скрещивание отдаленной 7-хромозомной и 14-хромозомной гаметы позволяло ожидать при отсутствии редукционного деления в F_1 — получение в F_2 амфидиплоида, который был бы гексаплоидом. Последнее было желательно по причине наблюдаемого крупноплоидия гексаплоидов, так как наиболее известные крупноплоидные виды и сорта ежевик является гексаплоидами (Loganberry, Lucretia, Mammoth, Young, *R. macrocarpus* Benth.).

Для скрещивания были взяты две расы *R. caesius* — пермская и туркестанская (*R. caesius* var. *turkestanicus* Reg.), каждая имеющая $2n = 28$, и сорт Английский, принадлежащий к *R. idaeus* L. и имеющий $2n = 14$. Расы *R. caesius* отличались друг от друга рядом мелких морфологических признаков — величиной листьев, формой и величиной венчика и плода, но, главным образом, формой куста, причем туркестанская раса по сравнению с пермской имела более прямостоячий куст.

Скрещивание в обоих случаях удалось лишь тогда, когда матерью был *R. idaeus*, реципрокное скрещивание не удалось.

В результате скрещивание *R. idaeus* с пермской расой R. *caesius* дало в F_1 5 растений, неоднородных, промежуточного типа и более близких по облику к *R. caesius*. Одно растение промежуточного типа цвело и плодоносило. Плоды похожи на плоды ежевики, но более легко отделяющиеся от цветоложа. Цитологический анализ цветущего индивида показал, что данное растение является не ожидаемым триплоидом, а тетраплоидом. Последнее может быть объяснено лишь выпадением редукционного деления у материнского растения и слиянием нередуцированной 14-хромозомной женской гаметы с нормальной гаплоидной 14-хромозомной мужской. При скрещивании *R. idaeus* $\times$ *R. caesius* var. *turkestanicus* Reg. в F_1 все растения было однородны, промежуточного типа и отличались своей мощностью. Они обильно цвели, но были почти абсолютно стерильны. Анализ пыльцы дал 98% анормальной пыльцы. Цитологический анализ показал, что все растения являются триплоидами. В 1932 г. при чрезвычайно обильном цветении завязалось при свободном опылении лишь шесть костянок, самоопыление не дало никаких результатов. Каждая костянка образовалась на отдельном цветке, сложных костянок не встречалось вовсе. Из 6 полученных семян проросло 3 растения. Эти растения в настоящее время еще не цвели, но развитие их идет вполне нормально. Цитологически было исследовано одно растение, которое оказалось гексаплоидом ($2n = 42$) (рис. 1).

Наиболее вероятное объяснение происхождения гексаплоида то, что он получился вследствие отсутствия редукционного деления как при образовании мужской, так и женской гаметы и последующего

слияния этих диплоидных гамет. Дальнейший анализ редукционного деления должен выяснить этот вопрос более точно. Заподозрить, что редукционное деление выпало только у материнского растения, и что материнское растение было потом опылено какой-нибудь 21-хромозомной гаметой другого вида, нельзя, так как 42 хромозомных видов и сортов на питомнике не было.



Рис. 1. Слева направо (верхний ряд): *Rubus idaeus* L. (2n = 14), *Rubus caesius* L. (2n = 28); средний ряд—*R. idaeur* L. × *R. caesius* var *turkestanicus* Reg. F_1 (2n = 21), *R. idaeus* L. × *R. caesius* L. (пермская раса) F_1 (2n = 28); нижний ряд — *R. idaeus* L. × *R. caesius* L. var. *tnrkestanicus* Reg. F_2 (2n = 42).

Fig. 1. From left to right: upper row — *Rubus idaeus* L. (2n = 14), *Rubus caesius* L. (2n = 28); median row — *R. idaeus* L. × *R. caesius* L. var. *turkestanicus* Reg. F_1 (2n = 21), *R. idaeus* L. × *R. caesius* L. (Permian race) F_1 (2n = 28); lower row — *R. idaeus* L. × *R. caesius* L. var. *turkestanicus* Reg. F_2 (2n = 42)

Таким образом, одно и то же межвидовое скрещивание дало различные результаты, различного типа аллополиплоиды: амфидиплоида, каковым является полученный гексаплоид, и гемиолодиплоида, каковым является тетраплоид. Гемиолодиплоид, иначе говоря, полуторный диплоид, назван нами так потому, что он включает диплоидный набор одного родителя и гаплоидный набор другого. Таким образом, данное скрещивание, как мы и ожидали, подтвердило то, что получение аллополиплоидов в роде *Rubus*, очевидно, весьма частое явление. При этом аллополиплоидия в роде *Rubus* возникает, как вследствие отдаленной гибридизации, так и очевидно вследствие факультативного партеногенеза. Наш выбор объекта для отдаленной гибридизации оказался правильным, но неправильно было предположение, что у *R. caesius* есть шанс к выпадению редукционного деления, так как этот вид возможно партеногенетичен (по Л и д ф о р с с у облигатно апогамен). Выпадение редукционного деления произошло не у *R. caesius*, а у *R. idaeus*. Это говорит за то, что выпадение редукционного деления довольно частое явление в роде *Rubus*, и вполне допустимо, что оно встречается и у *R. caesius*, но у материнского растения, у нас же скрещивание *R. caesius* ♀ *R. idaeus* ♂ не удалось.

Вторая задача, которая стояла перед нами,—это выяснение путем скрещивания *R. idaeus* × *caesius* — происхождения видов серии *Sub-Idaei*. Ф о к к е [Focke (1904, 1914)], диагносцируя виды серии *Sub-Idaei*, говорит, что они имеют большое сходство с многообразными гибридами, которые, согласно его наблюдениям, возникают от скрещивания *R. idaeus* × *caesius*, как в природных условиях, так и в условиях опыта. Но в то время как гибриды Ф о к к е, полученные в условиях опыта и в природных условиях, стерильны или почти стерильны, виды серии *Sub-Idaei* — плодовиты. Отличительной чертой этих видов является их многообразие и трудное разграничение. Этим

можно объяснить и то, что Фокке в 1904 г. относит к серии *Sub-Idaei* один вид с четырьмя подвидами, а в 1914 г. два вида, указывая при этом, что имеются еще многочисленные промежуточные формы.

Полученные нами экспериментальные данные подтверждают возможность получения путем скрещивания *R. idaeus* × *caesius* различных фертильных форм, соответствующих видам серии *Sub-Idaei*. Эти формы могут быть чрезвычайно многообразны, как вследствии того, что в качестве родительских форм могут быть различные расы *R. idaeus* и *R. caesius*, так и вследствие различия в процессах, протекающих при образовании гамет. Полученные в наших опытах 28-



Рис. 2. Листья: *R. caesius* L. (слева), пентаплоидного гибрида *R. idaeus* L. × *R. caesius* L. (в середине), *R. idaeus* L. (справа).

Fig. 2. Leaf of *R. caesius* L. (to the left); of the pentaploid hybrid of *R. idaeus* L. × × *R. caesius* L. (in the middle); of *R. idaeus* L. (to the right).

и 42-хромозомные жизненные формы близки видам серии *Sub-Idaei*. При этом 28-хромозомная форма наиболее близка к виду *R. maximus* Marsson, отличаясь от него (согласно диагнозу Фокке для *R. maximus*) меньшим размером цветка и более прямостоячим кустом. Форма с 42-хромозомами еще не цвела, и поэтому мы воздерживаемся от определения.

Таким образом, виды серии *Sub-Idaei* могут быть получены синтетически путем эксперимента, что дает право говорить, что и в природных условиях они произошли таким же путем.

Географическое распространение видов серии *Sub-Idaei* говорит за то, что хотя они имеют широкий ареал распространения, но вместе с тем не сплошной, а встречаются спорадически. Так, они указаны для некоторых пунктов Германии, преимущественно по дюнам, Дании и Швеции. Вероятно, при более детальном изучении рас *R. caesius* и *R. idaeus* нахождение видов серии *Sub-Idaei* или близких к ним форм возрастет. Например, нами в природных условиях близ Вятки по песчаным наносам реки, т. е. в местообитании, обычном для *R. caesius*, найдена форма, несколько отклоняющаяся по морфологическим признакам от типичного *R. caesius*. Невдалеке от нахождения данного *R. caesius* по опушке леса рос *R. idaeus*. Характерными отличиями этой отклоняющейся формы были несколько иная форма листа, слегка напоминающая форму листа *R. idaeus*, менее крупная зазубренность края листа (рис. 2), больший размер цветка и плода. На питомнике эти отличия сохранились. Цитологический анализ показал, что данная форма является пентаплоидом ($2n = 35$). Последнее

позволяет предположить, что это гибрид между *R. idaeus* × *R. caesius*, который мог выклиниться из F_1, если при скрещивании *R. idaeus* × *R. caesius* выпало редукционное деление у отцовского растения и диплоидная 28-хромозомная гамета *R. caesius* слилась с нормальной 7-хромозомной гаметой *R. idaeus*. Кроме того, данный гибрид мог выклиниться из F_2, если в F_1 нормально полученный триплоид не имел редукционного деления и был опылен 14-хромозомной гаплоидной гаметой *R. caesius*, в том и в другом случае полученный пентаплоид должен иметь 2 генома *R. caesius* и 1 геном *R. idaeus*, что отражается и на морфологии, сближая данную форму с *R. caesius* и придавая ей лишь несколько незаметных черт от *R. idaeus*.

Все сказанное является доказательством того, что гибридизация является мощным фактором формообразования в роде *Rubus*. Не следует думать, что гибридизационные процессы создают лишь простые перекомбинации. Новая генотипическая среда, созданная различным сочетанием геномов, должна отразиться и на наследственной структуре организма, и поэтому неизбежным следствием явятся мутационные процессы, которые сейчас трудно улавливаемы.

В настоящее время род *Rubus* переживает период интенсивно идущих формообразовательных процессов. Создаются новые формы, новые виды, новые сложные conspecies, которые завоевывают себе новые ареалы. В некоторых случаях образование новых видов происходит на наших глазах, как и в указанном примере видов серии *Sub-Idaei*, в других случаях эти процессы сложны и запутаны, так как имеют большую давность. Поэтому, чтобы приблизиться к познанию эволюционных процессов в роде *Rubus*, следует итти не только обычным путем морфолого-географического анализа, но и широким экспериментально генетическим, который в последнее время внес много новых данных в решение сложных вопросов проблемы вида и проблемы рода.

Резюмируя все сказанное, можно сделать следующие выводы:

1. Скрещивание *Rubus idaeus* L. × *R. caesius* L., принадлежащих к двум отдаленным подродам (*Idaeobatus* и *Eubatus*) дает различного типа аллополиплоиды.

При скрещивании *R. idaeus* ($n = 7$) × *R. caesius* ($n = 14$) пермской расы в F_1 вместо обычного триплоида появляется тетраплоид. При скрещивании *R. idaeus* ($n = 7$) × *R. caesius* var-*turkestanicus* Reg. ($n = 14$) в F_1 обычный триплоид, в F_2 — гексаплоид. Появление тетраплоида объясняется отсутствием редукционного деления при образовании женской гаметы и последующим слиянием нередуцированной женской гаметы с нормальной гаплоидной мужской. Аллополиплоид подобного типа можно назвать гемиолодиплоидом, т. е. полуторным диплоидом. Появление гексаплоида объясняется образованием в F_1 двух нередуцированных гамет и их последующим слиянием, т. е. данный аллополиплоид будет амфидиплоидом.

2. Аллополиплоидия весьма частое явление в роде *Rubus* и происходит как вследствие отдаленной гибридизации, так очевидно и вследствие факультативного партеногенеза, благодаря которому выпадение редукционного деления наблюдается не только у гибридов, но и у родительских форм.

3. Скрещивание *R. idaeus* × *R. caeisus* позволяет выяснить происхождение видов серии *Sub-Idaei*. Полученные аллополиплоиды близки к видам серии *Sub-Idaei*.

4. Виды серии *Sub-Idaei* могут быть чрезвычайно многообразны как вследствие полиморфизма родительских форм, так и вследствие различия в процессах, происходящих при образовании гамет.

5. Ареал видов серии *Sub-Idaei* при более детальном изучении будет шире. Так, напр., согласно наблюдениям автора, близ Вятки найден фертильный пентаплоидный гибрид между *R. idaeus* × *caesius*, близко стоящий к *R. caesius*, но имеющий ряд черт *R. idaeus*.

6. Гибридизация является мощным формообразовательным фактором в роде *Rubus*.

Литература

1. Карпеченко Г. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativa* L. x *Brassica oleracea* L. Тр. пр. бот. генет и селекц. 17,3 (1927). — 2. Левитский и Бенецкая. Цитология пшенично-ржаных амфидиплоидов. Тр. пр. бот. генет. и селекц. 27,1 (1931). — 3. Навашин М. Об изменении числа и морфологии признаков хромозом у межвидовых гибридов. Тр. пр. бот. генет. и селекц. 17,3 (1927).—4. Рыбин В. Полиплогедные гибриды *Nicotiana tabacum* L x *N. rustica*. Тр. пр. бот. генет. и селекц. 17,3 (1927).—5. Рыбин В. Аллотетраплоид *Nicotiana tabacum* x *N. sylvestris*. Тр. Всес. съезда по генет. и селекц. 2 (1930).— 6. Buxton B. a. Newton W. Hybrids of *Digitalis ambigua* a. *D. purpurea*, their Fertility a. Cytology. J Genet. 19. (1928). — 7. Chomisury N. Beitrag zur Keimfähigkeit u. Zytologie des Pollens einiger *Prunus* u. *Rubus*-sorten. Angw. Bot. 9,6 (1927). — 8. Crane M. a. Darlington C. The origin of new form *Rubus*. I Genetics 9 (1927).—9. Darlington C. Recent advances in Cytology. London. (1932).—10. Ernst A. Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreiche: Jena (1918). — 11. Focke W. *Rubus* in Ascherson u. Graebner. Syn. d. mitteleuropaischer Flora, 6 (1904). — 12. Focke W. Species *Ruborum*. Bibl. Bot. 3 (1914). — 13. Gustafsson A. Kastrierung u. Psedogamie bei *Rubus*. Bot. Not. 6 (1930). — 14. Gustafsson A. Zur Entstehunggeschichte des *Rubus Bellardi* Whe. and N. Bot. Not, (1933). — 15. Gustafsson A. Chromosomenzahlen in der Gattung *Bubus* Hereditas. 18. 1—2 (1933). — 16. Lawrence W. The secondary association of Chromosomes. Cytologia 2,4 (1931). — 17. Lidforss B. Batalogical observations. Stockholm. Vet-Ak. Öfvers. I. — 1889, II (1901). — 18. Lidforss B. Stud. öfter artbildningen inom släklet *Rubus*. Ark. f. Bot. 4 (1905). — 19. Lidforss B. Resume seiner Arbeiten über *Rubus*. Zeitschr. f. ind. Abst. und Vererb.-lehre 12 (1914). — 20. Longley A. Cytological studies in the Genus *Rubus* and *Crataegus*. Am. Not. 57 (1923)— 21. Longley A. Cytological Studies in the genus *Rubus*. Am. Journ. of Bot. 11 1924. — 22. Longley A. Relationship of polyploidy. o pollen sterility in the genus *Rubus* a. *Fragaria*. Mem. Hort. Soc. N. J. 3 (1926). — 23. Longley A. a. Darrow G. Cytological studies of diploids a. polyploid forms in raspberries J. Agr. Res. 27 (1924). — 24. Longley A. a. Darrow G. Cytology a. breeding of *Rubus macropetalus*, the Logan, a. related blackberries. J. Agr. Res. 47,5 (1933). — 25. Ostenfeld C. Some experiments on the origin of new forms in the genus *Hieracium* subgenus *Archieracium*. J. Genet 11 (1921). — 26. Tchermak E. u. Bleier H. Über fruchtbare *Aegilops*-Weizen Bastarde. Ber. der Deutsch. Bot. Gesellsch. 44 (1926). — 27. Winge O. On the origin of constant species hybrids. Svensk. Bot. Tidsskr. 26, 1—2 (1932). — 28. Winge O. A case of amphidiploidy within the collective species of *Erophila verna*. Hereditas 18, 1—2 (1933).

M. A. ROZANOVA

Modes of form genesis in the genus Rubus

(Preliminary communication)

Summary

The author has made in her purpose: firstly, to ascertain the possibility of formation of allopolyploids in the genus *Rubus*, and thus to determine the importance of hybridisation as a factor of form genesis. Secondly, to throw light on the origin of the species of series *Sub-Idaei*, which suppositionally, are hybrids between *Rubus idaeus* L. × *R. caesius* L. The objects used for crossing were two races of *R. caesius* — the Permian and Turkestanian race (*R. caesius* var. *turkestanicus* Reg.), both showing a number of chromosomes 2n=28, and *R. idaeus* L. with a chromosome number 2n=14.

The crosses were successful only when *R. idaeus L.* was used as mother plant, reciprocal crosses failed.

In crossing *R. idaeus* L. $\times$ *R. caesius* L. (Permian race), instead of the expected triploid, there appeared in F_1 a fertile tetraploid. This may be explained by the absence of reduction division during formation of the female gamete, and fusion of the female gamete with a normal haploid male one. An allopolyploid of such type may be called hemiolodiploid; i. e. one-and-a-half diploid.

In crossing *R. idaeus* L. $\times$ *R. caesius* var. *turkestanicus* Reg. the usual triploids were obtained in F_1. These triploids are usually entirely sterile. In the presence of abundant flowering only 6 seeds were set, which gave rise to 3 plants. One of these plants were examined cytologically, and proved to be hexaploids. 2(n=42). The most probable is the supposition that the given amphidiploids have arisen through falling away of the reduction division in F_1 during formation of male and female gametes, and subsequent fusion of non-reduced gametes.

Thus one inter-species cross has given rise to different types of allopolyploids. On the basis of data of Crane and Darlington (1927), Gustafsson (1933), and of the author of the present paper, it may be stated that alloploidy is a rather frequent phenomenon in the genus *Rubus*.

Allopolyploids may arise in result of distant hybridisation, and evidently also in result of facultative parthenogenesis due to which nonreduced gamets are obtained not only in the hybrids, but also in the parents. Such a phenomenon has been observed by Crane and Darlington in crossing *R. rusticanus* $\times$ *R. thyrsiger*, as well as by the author in crossing *R. idaeus* $\times$ *R. caesius* (Permian race).

As to throwing light on the origin of the species of series *Sub-Idaei*, the tetraploid obtained by the author from crossing *R. idaeus* $\times$ *R. caesius* L. (Permian race) is near to the species *R. maximus* Marsson; to establish which species approaches the obtained hexaploid, is not possible before flowering.

Tbe result of crossing, obtained by the author points out that the species of series *Sub-Idaei* may be extremely polymorphous in view of the polymorphism of the parental forms (*R. idaeus* and *R. caesius*) and owing to the difference in the processes taking place during the formation of gametes.

Upon a more detailed study of *R. idaeus* and *R. caesius*, the area of the species belonging to series *Sub-Idaei* evidently will be extended as a fertile allopolyploids between the given species occur everywhere where the areas of *R. idaeus* and *R. caesius* overlapone another. Thus for instance, the author has found a pentaploid fertile hybrid of *R. idaeus* x *R. caesius* near Vyatka. This hybrid may have arisen in F_1, in result of fusion of a non-reduced 28-chromosomed male gamete (*R. caesius*) and a normal haploid 7-chromosomed female one (*R. idaeus*), or in F_2, the triploid obtained in F_1, having been pollinated by the haploid gamete of *R. caesius*. In both cases the pentaploid hybrid must possess 2 genomi of *R. caesius* and 1 genomus of *R. idaeus*, which shows itself in its morphology, said hybrid being very near to *R. caesius*.

The above stated shows that hybridisation is a powerful form originating factor in the genus *Rubus*. The genus *Rubus* is in a period of intensive form originating processes. New forms come into existence, new species, new complex conspecies, conquerring new areas. In some cases the formation of new species goes on before our eyes, as in the given instance of the species of series *Sub-Idaei*. In other cases these processes, being very ancient, are complex and intricate. The knowledge of evolutional processes in the genus *Rubus* requires therefore more extensive investigations, with application not only of the usual morphologo-geographic-analysis, but also of an experimental-genetic one.

М. М. ИЛЬИН

О липе в окрестностях г. Красноярска

С 2 рисунками

(Получено 20/X 1933)

Летом 1932 г. во второй половине августа мне удалось кратковременно побывать на известном Манском займище, где впервые для Восточной Сибири была указана Я. Прейном в диком состоянии липа (Я. Прейн. Предварительный отчет об исследованиях липы в окрестностях г. Красноярска. Изв. Вост.-Сиб. отд. ИРГО XXV, 4-5. 1895). С тех пор указаний о новых ее местонахождениях в этой части Сибири в литературе не встречалось, но и в обстановке Манского займища условия произрастания липы до этого времени еще не достаточно освещены. Я. Прейн описывает условия только в общих словах, не давая конкретного описания растительных группировок, в которых была найдена липа. Он характеризует их следующими словами: „Склон хребта, на котором попадается липа, обращен к солнцу и то покрыт высокой, густой травой, то низкими, реже растущими степными травами, кустарниками *Spiraea* и *Cotoneaster*, то березняком и осинником, а то, наконец, что замечается чаще, сосной, лиственницей, березой и осиной, которые тогда образуют более густые насаждения, а иногда расположены группами из далеко отстоящих друг от друга деревьев, образуя, таким образом, безлесные прогалины" (стр. 105). Конечно, это описание дает некоторое представление о характере местообитания липы в Манском займище и отличает его от известных, описанных детально П. Крыловым (П. Крылов. Липа в предгорьях Кузнецкого Алатау. Изв. И. Томск. унив. III, 1889) липовых лесов в Кузнецком Алатау, но все же недостаточно подчеркивает эту контрастность. Как известно, липа в предгорьях Кузнецкого Алатау образует настоящие типичные теневые липовые леса из высокоствольных и объемистых деревьев, в травянистом покрове которых имеется целый ряд реликтовых форм, в настоящее время отсутствующих в этой части Сибири и растущих или в широколиственных лесах Европы, или Дальнего Востока, или же реже, хотя и встречающихся на территории Сибири, но имеющих разорванный ареал, представляя вымирающие формы раньше здесь развитых лесных широколиственных фитоценозов. С этой точки зрения липовые леса Кузнецкого Алатау рассматриваются как уцелевшие и обедненные остатки третичной флоры, нашедшие здесь убежище в неблагоприятные периоды ледникового и послеледникового времени.

С несколько другими картинами липового местообитания мы встречаемся на Манском липовом острове. Прежде всего укажем, что Я. Прейн указывает ее на хребте, который он предлагал назвать

„Липовым“, расположенным „по левому берегу р. Енисея между р. Караульной и р. Минжулем (притоком р. Енисея), впадающим в Енисей верст на 5 выше первой речки“. Этот хребет не непосредственно падает к р. Енисею, а между указанными реками отступает на значительное расстояние от его берегов, уступая место так называемому Манскому займищу, представляющему высокую надлуговую террасу р. Енисея и расположенную против устья р. Маны. Я. Прейн со слов проводника пишет, что „лет 30 тому назад, на Манском займище она (т. е. липа) попадалась часто в лесу, но теперь давно ее там совсем нет; частью сама посохла, частью, как завелись заимки, выжгли ее палами. Но впрочем... еще 15 лет тому назад на берегу р. Енисея, против устья р. Маны были два больших куста“, теперь уже исчезнувшие, и, действительно, поиски этого автора на самом займище не увенчались успехом. На хребте же автор сам исследовал ее, и нашел, что она растет исключительно только на склонах, обращенных к р. Енисею, и не спускается в нижние их части, а также не поднимается и на самые гривы.

Мои поиски липы в указанном Я. Прейном хребте не дали положительных результатов, нигде на его склонах она не была найдена. Возможно, что я не набрел на тот самый склон, который был занят липой, и что последняя имеет здесь весьма ограниченное распространение. Склоны этого хребта заняты по преимуществу сосново-лиственничными лесами, среди которых нередки сосново-березовые и сосново-березо-осиновые. В общем травостой в этих лесах высокий со значительным участием *Calamagrostis arundinacea*, *Pieridium aquilinum*, *Crepis sibirica* и другими формами лесного высокотравия. Приведем один из типичных списков растений сосново-березового леса с лиственницей, встречающихся на этом склоне, записанный 25/VIII.

В подлеске *Rosa acicularis* и *R. cinnamomea*. В травянистом покрове:

\+ *Calamagrostis arundinacea* Roth cop_2
\+ *Crepis sibirica* L. cop_1-sp_2
○ *Serratula coronata* L. gr. sp_1
\+ *Heracleum dissectum* Ldb. sp_1
\+ *Sanguisorba officinalis* L. sol.
\+ *Rubus saxatilis* L. $cop._2$
○+ *Galium boreale* L. sp_2
○ *Hieracium umbellatum* L. sp_2
\+ *Thalictrum minus* L. sp_1
\+ *Trifolium lupinaster* L. sp_2
⊥ *Pulmonaria mollissima* Kerner sp_2s
(*Inula salicina* L. gr. p_1
⊤ *Geranium pseudosibiricum* I. Mey cop_1
V—+ *Libanotis montana* All. sp_1
\+ *Brachypodium pinnatum* P. B. sp_2
\+ *Saussurea propinqua* Iljin cop_1
V— *Artemisia Krascheninnikoviana* Bess.
⊥ *Viola mirabilis* L. gr. sol
V— *Chamaenerium angustifolium* Scop. gr. sol.
⊤ *Poa sibirica* Roshev sp_2
\+ *Potentilla fragarioides* L. cop_2
⊥ *Orobus lathyroides* L sp_2
⊤ *Vicia megalotropis* Lbd. sp_2

Из этого списка ясно, что в составе травостоя этих лесов нет ни одного вида, которые были бы представителями лесных широколиственных фитоценозов. Я. Прейн на этом хребте в составе лесов, в которых растет кустарная липа, нашел всего три вида, которые могли быть отнесены к этим растительным группировкам, именно: *Anemone ranunculoides*, *Cardamine impatiens* и *Circaea lutetiana*. Последняя собственно найдена им вне пределов этих лесов, не на склоне, а на Манском займище. Сосново-лиственничные леса в верхних частях склонов часто прерываются степного характера полянами, развитыми обычно на хрящеватых почвах. Приведем один из характерных списков, записанный того же числа:

○ *Artemisia campestris* L. sp_2
○ *Allium albidum* Fich. sp_{2-1}
\+ *Peusedanum baicalense* Koch sp_{2-1}
\+ *Patrinia sibirica* Zuss. gr. sol
○ *Umbilicus spinosus* DC cop_2
\+ *Vicia multicaulis* Ldb. sp_2

- ┼ *Potentilla viscosa* Don. sp_1
- ⊥ *Pulsatilla patens* Mill. cop_1
- V— *Artemisia Krascheninnikoviana* Bess. cop_2
- ⊥ *Cerastium arvense* L. cop_2
- O┼✳ *Veronica incana* L. cop_2
- ┼ *Cotoneaster melanocarpa* Lodd. sp_1
- ⊥ *Spiraea media* Schmidt sp_1
- ⊥ *Caragana arborescens* L. sol.
- ⊤ *Festuca pseudovina* Hack. cop_1
- ⊥ *Koeleria gracilis* Pers. sp_3
- # *Aster alpinus* L. cop_2
- O┼ *Crepis tenuifolia* Willd. sp_1
- ⊤ *Potentilla subacaulis* L. cop_2
- ⊤ *Sedum hybridum* L. gr sp_1
- ┼ *Galium verum* L. sp_2
- O┼ *Dianthus versicolor* Fisch. sp_1
- ⊥ *Carex pediformis* C. A. M. cop_1
- # *Poa steposa* ? cop_1
- *Poa* № 236 sp_2
- ┼ *Hemerocallis* flava L. sp_1
- ✳ *Alyssum sibiricum* Trevir. cop_1

На почве много *Pleurozium Schreberi* и *Parmelia sulcata*. Казалось бы, что судя по растительности и характеру всей обстановки на этом хребте в целом, трудно представить себе существование здесь липы. Но, однако, это неоспоримый факт, который, к сожалению, мне не пришлось еще раз подтвердить и описать более детально. За то мной была найдена липа на самом Манском займище около Манской шиверы, почти против устья р. Маны (чуть выше) между р. Боровой и р. Мунжулем, где предполагал ее встретить Я. Прейн, основываясь на словах проводника, но его поиски оказались безрезультатны. Условия существования липы на Манском займище еще более разительны. Если на хребте развиты сосново-лиственичные леса по большей части с лесным высокотравием, то на займище ксерофитность местообитания выступает особенно выпукло. Манское займище на большей площади своего протяжения покрыто сосново-лиственничными лесами. На участке между р. Боровой и километра два к югу от этой речки полоса займища, прилегающая к р. Енисею, представляет суходольные луга, чередующиеся с березовыми рощами, иногда с единичной сосной. Несомненно, что эти луговые поляны—результат искусственной вырубки прежде здесь развитых лесов, отступивших сейчас почти к самому хребту. Ближе к р. Мунжулю уже недалеко от Манской шиверы сосновые и сосново-лиственничные леса на супесчаной почве подступают к самому краю речной террасы. В этих сухих борах на супесчаной почве — Pinetum vacciniosum и Pineto - Laricetum vacciniosum — встречена нами липа при явно необычной для нее обстановке (рис. 1). Вначале, еще не доезжая до Манской шиверы, мы из открытых луговых пространств вступили в сосновый бор с брусничным покровом, в котором, хотя еще и не было липы, но в травянистом покрове которого было найдено любопытное растение — представитель Уссурийской лесной флоры — *Viola dactyloides* R. et Sch. Список составлен 27/VIII:

- ┼ *Pinus silvestris* L. sp_2 (средн. возр. 40 л)
- ┼ *Betula verrucosa* Ehrh. sol
- ┼ *Rosa cinnamomea* L. sp — sol_1
- ┼ *Vaccinium vitis idaea* L. cop_2
- ⊥ *Equisetum pratense* L. cop_1
- # *Rubus saxatilis* L. cop_2
- ⊥ *Carex macroura* Meinsh. cop_2
- ┼ *Calamagrostis arundinacea* Roth cop_2
- ┼ *Saussurea propinqua* Iljin cop_1 — sp_2
- ⊥ *Viola dactyloides* R. et Sch. cop_1 — sp_2
- ┼ *Centaurea scabiosa* L sp_1
- ⊥ *Polygonatum officinale* L. gr. sp_1
- O *Hieracium umbellatum* L. sp_2
- ┼ *Cimicifuga foetida* L. sp_1
- ⊥ *Sanguisorba officinalis* L. sp_2
- # *Orobus lathyroides* L. sp_2
- ⊥ *Cypripedium guttatum* Swarz. gr. sp_1
- ⊥ *Viola uniflora* L. gr. cop_1
- V— *Artemisia Krascheninnikoviana*. Bess. sp_1
- ┼ *Pirola secunda* L. gr. sp_1
- ┼ *Pirola rotundifolia* L. gr. sp_2
- ⊥ *Pulsatilla patens* Mill sp_2
- ⊥ *Geranium pseudosibiricum* F. Mey cop_1
- ┼# *Majanthemum bifolium* DC. gr. sp_2
- ⊥ *Vicia cracca* L. sp_2
- ┼ *Viola mirabilis* L. sp_1
- V— *Achillea millefolium* L. sp_1
- ⊥ *Achyrophorus maculatus* Scop. sp_1
- ⊥ *Hemerocallis flava* L. sol
- (*Aconitum vobubile* Pall. sol_1
- ⊥ *Lathyrus humilis* Fisch. sol_1
- O *Aconitum barbatum* Patr. sol_1
- ┼ *Thalictrum minus* L. sp_1
- ⊤ *Euphorbia alpina* CAM sol
- ┼ *Ptarmica impariens* DC sol

(*Adenophora liliifolia* Ldb. sp_1
V— *Pleurospermum uralense.* Hoffm. sp_1
⊥ *Dracocephalum Ruyschiana* L. gr.
○+ *Solidago virga aurea* L. sp_1
(*Trifdium lupinaster* L. gr. sp_1
+ *Allium lineare* s. l. sol_1
○ *Chrysanthemum sibiricum* Fisch. sol.
Pteridium aquilinum Kunth. gr. sol
+ *Agropyrum Turczaninowi* sol
⊤ *Phleum Boehmeri Wibel* gr. sol
⊤ *Poa sibirica* Roshev. sp_2
⚹ *Antennaria dioica* Gärtn gr, sp_1
V— *Campanula glomerata* L. sol
○ *Bupleurum scorzoneri-folium* Wild. sol
⊥ *Fragaria collina* Ehrn. gr. sp_1

Вблизи Манской шиверы к сосновым борам присоединяется лиственница, общий характер леса остается тот же самый. Брусничный покров развит сплошным ковром. Приведу два списка растений этих лесов, в которых была найдена липа:

Фаза развит.	Название растений	Степень обилия:	
		29/VIII	27/VIII
+	*Pinus silvestris* L	sp_{2-1}	sp_{2-1}
+	*Larix sibirica* Ldb.	sol_1	sol
+	*Betula verrucosa* Ehrh	sp_1	sol
⊥	*Populus tremula* L. (Только молодняк)	cop_1	sp_{2-1}
—	*Tilia parvifolia* Ehrh.	sp_1	sol
+	*Rosa cinnamomea* L	sp_1	—
+	*Rosa acicularis* Lindl.	—	sp_1
+	*Pteridium aguilinum* Kun th.	cop $_1$-sp $_2$	sp_1
#	*Calamagrostis arundinacea* Roth.	cop_2	cop_2
+	*Brachypodium pinnatum* P. B.	cop_1	cop_1
⊥	*Rubus saxatilis* L.	cop_2	cop_2
+	*Vaccinium vitis idaea* L.	cop_2	cop_2
#	*Majanthemum bifolium* D.C.	cop_2	cop_2
⊥	*Carex macroura* Meinsh.	cop_2	cop_2
#	*Geranium pseudosibiricum* I. Mey.	cop_1-sp_2	cop_1
⊥	*Antennaria dioica* Gärtn.	gr. (cop $_1$-sp $_2$)	gr. sp_2
⊥	*Pulsatilla patens* Mill.	sp_2	gr. sp_1
+	*Cimicifuga foetida* L.	sp_2	sp_1
⊥	*Polygonatum officinale* All.	sp_2	cop_1—sp_2
⊥	*Pirola rotundifolia* L.	gr. sp_2	—
⊥	*Cypripedium* guttatum wartz	sp_2	gr. sp_1
+	*Saussurea propinqua* Iljin	sp_2	sp_2
+	*Solidago virga aurea* L.	sp_1	sp_1
⊤	*Lathyrus humilis* Fisch.	sp_2	sp_2
○ (	*Adenophora liliifolia* Ldb.	sp_1	sp_1
○ (	*Hieracium umbellatum* L	sp_2	sp_2
>	*Ptarmica impatiens* DC.	sp_{2-1}	sp_1
+	*Lilium pilosiusculum* Freyn	sol	—
⊤	*Achyrophorus maculatus* Scop	sp_1	—
⊥	*Phleum Boehmeri* Wib	sol	—
+○	*Alectorolophus major* Rchb	sp_1	—
⊤	*Pulmonaria mollissima* Kerner	sp_{2-1}	—
+	*Sanguisorba officinalis* L	sp_1	sp_2
⊤	*Viola uniflora* L	sp_2	gr. cop_2
⊤	*Viola arenaria* DC	gr. sp_2	gr. sp_1
⊤	*Viola hirta* L	sol	—
∧—	*Artemisia Krascheninnikoviana* Bess	sp_2	sp_2
⊥	*Orobus lathyroides* L	sp_2	cop_1 sp_2
⊤	*Potentilla fragarioides* L	sp_2	cop_1
∧—	*Angelica silvestris* L	sp_1 sol	—
∧—	*Heracleum dissectum* Ldb	sol	—
∧—	*Achillea millefolium* L	sp_1	sp_2
∧—	*Galium boreale* L	sp_1	sp_2
⊙	*Parnassia palustris* L	gr. sol	gr. sp_1
+	*Trifolium lupinaster* L	sp_2	gr. sp_1

Фаза развит.	Название растений	Степень обилия	
		29/VIII	27/III
○	*Euphrasia tatarica* Fisch.	gr. sol	gr. sp_1
⊥	*Euphorbia alpina* CAM	sol	—
⊥	*Dracocephalum Ruyschiana* L.	gr. sp_1	gr. sp_2
#	*Poa*	sol	sp_1
+	*Campanula glomerata* L.	sol	sol
+	*Thalictrum minus* L.	sp_1	sp_{2-1}
⊥	*Hemerocallis flava* L.	sp_1	sp_1
+	*Allium lineare* L. s.		
○	(*A. splendens* s. str.)	sp_1	sp_1
⊥	*Aconitum volubile* Pall.	sol	—
⊂	*Trollius asiaticus* L.	sp_2-sol	—
+	*Inula salicina* L.	gr. sol	—
⊥	*Calamagrostis epigeios* Roth.	sol	—
⊥	*Luzula multiflora* Lej.	sp_1	—
	(Задернение 30%, покрытые 50%. Почва покрыта шишками, хвоей, старьем. Моховой и лишайниковый покров не развит. Возраст сосны около 50 лет, молодняк обилен)	—	—
+	*Equisetum pratense* Ehrh.	—	cop_{3-1}

Фаза развит.	Название растений	Степень обилия	
		26/VIII	27/VIII
+	*Pleurospermum uralense* Hoffm.	—	sol
+	*Pirola secunda* L.	—	gr. sp_1
‡	*Aconitum barbatum* Patr.	—	sol
⊥	*Scorzonera radiata* Fisch.	—	sol
⊥	*Coronaria floscuculi* (L.) R. Br.	—	gr. sp_1
V	*Licanotis montana* All.	—	gr. sol
⊤	*Erigeron elongatus* Ldb.	—	sol
○	*Artemisia sacrorum* Ldb.	—	sol
⊥	*Stipa sibirica* Lam	—	sol
+	*Bupleurum scorzonerifolium* Willd.	—	gr. sol
⊥	*Bromus inermis* Leyss.	—	gr. sol.
○	*Dianthus versicolor* Fisch.	—	sol
○	*Chrysanthemum sibiricum* Fisch.	—	gr. sol
⊥	*Pirola chlorantha* Swartz	—	gr sol
✳	*Senecio campestris* D C.	—	gr. sp_{1-2}
⊥	*Vicia cracca* L.	—	sol
‡	*Agrostis canina* L.	—	sol
+	*Herminium monorchis* (L.) R. Br	—	sol
	Моховой покров не развит (кое-где *Polytrichum strictum, Cladonia* sp.)		
	На почве хвоя, шишки. Задернение около 40%, покрытие около 75%		

Этот список как нельзя лучше говорит о той ксерофитной обстановке, в которой липе приходится влачить свое существование. Липа встречается здесь исключительно в виде низкорослого кустарника (рис. 2), представляющего корневую поросль. По словам латыша-баканщика с Манской шиверы Абелькина, им была в предыдущем году встречена липа в виде деревца в оглоблю толщиной, но в последнее время, несмотря на постоянную охоту в этих лесах, это деревцо липы

ему не попадалось. Липа эта вообще в диком состоянии, как это отмечал еще и Я. Прейн, не зацветает, но, будучи пересажена в культурные условия, цветет и плодоносит. Кусты ее, выделяющиеся хорошо по красноватым побегам, рассеяны по сосново-лиственничному лесу на известном расстоянии друг от друга, но не растут сплошными насаждениями, как это, напр., имеет место в Брянских сосновых лесах (Сукачев В. Н. Лесные формации и их взаимоотношения в Брянских лесах. 1908), где липа представлена также кустарной фор-



Рис. 1.

мой. Нечто подобное мы встречаем и в предгорьях Западного склона Урала в пределах Башкирской республики (И. Крашенинников и М. Ильин. Геоботанический очерк горной части Стерлитамакского кантона Башкирской республики. Ленинград. 1926). Кустарниковые липовые заросли под высокоствольным лесным пологом занимают в последнем случае верхние части предгорий, уступая место на вершине гор степным участкам или корявым лескам, без участия липы. Предел распространения древесной липы объясняется здесь крайне засушливыми условиями местообитания, вскоре ставящим и общий предел ее существования по вертикали. Той же причиной объясняется, конечно, и образование липой на Манском займище исключительно нецветущей кустарной формы. Липа находится здесь на крайней границе своей жизненности, в явно необычной для себя обстановке. Существование ее в условиях значительной ксерофитности сосново-лиственничного бора с брусничным покровом объясняется чисто историческими причинами. Здесь, несомненно, разыгрывается последняя страница борьбы и участия последнего могикана некогда широко здесь развитых широколиственных ценозов. Крайняя континентальность сибирского климата привела к полному уничтожению характерной обстановки этих лесов в пределах Центральной и Восточной Сибири, сохранившихся лишь одиноким островом в Кузнецком Алатау. Только

отдельные элементы, характерные для широколиственных лесов и тесно связанные своей биологией с последними в качестве разобщенных фрагментов этих третичных массивов, встречаются отдельными островками среди Сибирской тайги. Мы знаем, напр., что в Западных Саянах встречается *Dryopteris filix mas*, что в окрестностях с. Потрошилово и около Означенной растет *Menispermum dahuricum*, что *Festuca extremi-orientalis* отмечена в нескольких пунктах Приенисейской Сибири и т. д. Это все, как мы знаем, травянистые компоненты

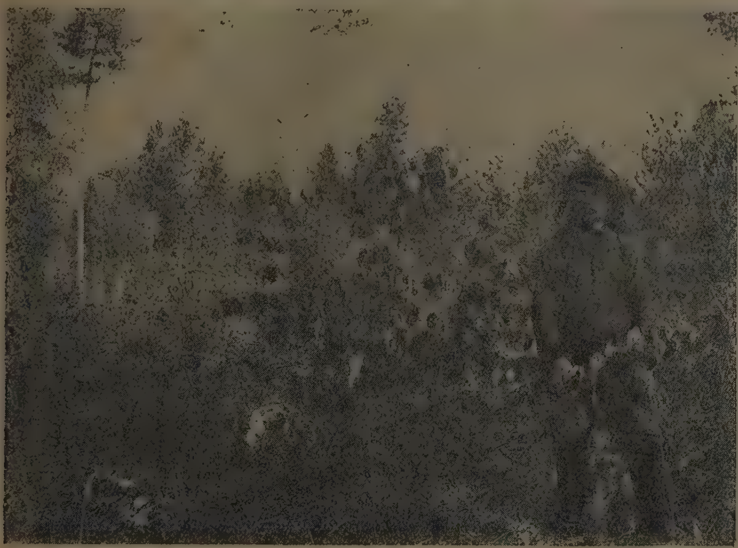


Рис. 2.

широколиственного леса, его апойкические формы, свидетели других фитоценозов, очутившиеся в несвойственной им обстановке. Липа же в дикой обстановке в этой части Сибири осталась лишь на Манском займище, где благодаря только чрезвычайной своей пластичности, она дошла до современной эпохи в виде обедненной кустарной формы. Кроме того, следует указать, что по словам А. Я. Тугаринова, знатока флоры и фауны Приенисейского края, он несколько лет тому назад видел один экземпляр на горе Каштаке, уже в ближайших окрестностях г. Красноярска около д. Базаихи. Интересно отметить, что недалеко от этого места, также около д. Базаихи, на горе Такмак известно местонахождение *Festuca gigantea* (возможно *F. extremi-orientalis*). Вопрос о липовом острове на Манском займище требует еще специального и детального изучения на всем своем пространстве, как один из уголков, который помогает нарисовать исторические судьбы послетретичной растительности Сибири.

M. M. ILJIN

Ueber die Linde in der Umgegend der Stadt Krasnojarsk

Zusammenfassung

Verfasser gibt eine ausführliche Beschreibung des bekannten Standorts der Linde in der Umgegend von Krasnojarsk, welcher seinerzeit von J. Prein, jedoch ohne eingehende Analyse der Zusammensetzung der ihn umgebenden Phytocönozen beschrieben wurde. Die Linde wächst hier als Unterholz in Kiefern-Laubholz-Heidewäldern mit Preisselbeerdecke und ist als niedriger nicht zur Blüte gelangender Strauch vertreten.

А. П. ШЕННИКОВ

Что такое геоботаника?

(К методологии геоботаники)

(Получено 10/IV 1934)

В термин „геоботаника“ вкладывается настолько разнообразное содержание, и объем этого понятия принимается столь различным, что иногда возникают недоразумения при постановке геоботанических исследований и при оценке их результатов. Неопределенность в толковании предмета геоботаники неблагоприятно отражается и на развитии теории геоботаники, лишая ее четкости установок и целеустремленности в разработке.

Наиболее широкое определение геоботаники идет от Гризебаха, впервые употребившего слово геоботаника в смысле ботанической географии и географии растений. В наше время, среди продолжателей этой традиции, наиболее подробно высказывается о содержании геоботаники Рюбель.[1] Он определяет геоботанику как науку, изучающую растения в их отношениях ко всему окружающему. По проблемам, которые геоботаника разрешает, она разделяется Рюбелем на хорологическую геоботанику (проблема размещения), экологическую (проблема местообитания) и генетическую (проблема истории и изменчивости). Каждый из названных отделов геоботаники Рюбель разделяет — по объектам или предметам исследования — на две ветви: аутогеоботаническую и сингеоботаническую (т. е. аутохорологическая и синхорологическая геоботаника, аутэкологическая и синэкологическая и т. д.). Тем самым признаются два предмета геоботаники как науки: 1) отдельные особи, таксономические единицы их, флоры; 2) группировки растений (растительные сообщества, таксономические единицы растительности, растительность). Здесь уместно отметить несогласованность между данной Рюбелем „системой“ геоботаники, и его определением геоботаники. А именно, называя геоботаникой науку о растениях в их отношениях к окружающему миру, в расчленении геоботаники он различает растения („флору“) и их группировки („растительность“), как два разные объекта изучения. Следовало бы, в таком случае, геоботаникой называть науку о растениях и растительных группировках в их отношениях и т. д. — это определение вполне соответствовало бы даваемой Рюбелем „системе“ геоботаники.

Аналогичное понимание геоботаники как науки и о растениях, и о растительных группировках свойственно и многим русским авторам. Так высказывались, напр., Н. И. Кузнецов, В. Н. Сукачев,

[1] Rübel E. 1. Geobotanische Untersuchungsmethoden. 1922. 2. Anfänge und Ziele der Geobotanik (Vierteljahrschr. d. Naturf. Ges. in Zürich, 1917).

Л. Г. Раменский. Последний[1] называет геоботаникой „совокупность дисциплин о поместном распределении растений (синэкология, фитоценология, современная и палеоландшафтная геоботаника, современная и палеохорология ценозов и систематических единиц)".

Но у некоторых русских авторов геоботаника понимается значительно уже, чем это следует по Гризебаховской традиции. Напр., Д. И. Литвинов и Б. М. Козо-Полянский[2], вслед за Рупрехтом, называютгеоботаникой изучение распределения растений в зависимости или в связи с геологической историей страны. Краснов и многие другие (Докучаевское направление) под геоботаникой разумели учение о связи между растительностью и почвой. В. Л. Комаров[3] задачу геоботаники видит в овладении зависимостями между растительным покровом, почвой и климатом. Таким образом, в этих более узких, чем Гризебаховское, определениях геоботаники преобладают то моменты генетической (исторической) географии растений, то экологической географии и экологии.

Во избежание недоразумений следовало бы поэтому не называть геоботаникой содержание, напр., генетической географии растений.

Ближайшее рассмотрение подразделений геоботаники в системе Рюбеля делает ясным ненужность и вредность объединения всех их под название геоботаники.

Аутохорологическая геоботаника Рюбеля занимается инвентаризацией и статистикой флор, географией и топографией видов и других систематических единиц, изучением их ареалов и т. п. Все это давно принято считать содержанием так называемой флористической географии растений.

Задачей аутэкологической геоботаники Рюбель считает изучение приспособленности растений к условиям местопроизрастания и изучение экологических типов растений, т. е. содержание экологии и экологической географии растений.

Аутогенетическая геоботаника изучает изменчивость растений и флор, и их историю, т. е. ее содержание отчасти относится к генетике, отчасти к генетической географии растений.

Включение в геоботанику наук, изучающих проблемы размещения, экологизма, генезиса систематических единиц и флор потому и стало ненужным и вредным источником путаницы понятий, что науки, решающие эти проблемы, давно уже оформились, осознали свой специфический предмет исследования, и продолжают называться географией растений, экологией, генетикой, а не геоботаникой. Когда-то, во времена А. Гумбольда и Гризебаха, в эпоху первого оформления географии растений и геоботаники, естественной была необособленность нарождающихся наук, еще не доросших до осознания своей специфики. Теперь такое объединение — излишне: география растений, экология, генетика в праве просить не смешивать их с геоботаникой.

Остаются отделы Рюбелевской геоботаники, имеющие своим предметом растительные сообщества или фитоценозы, или, в совокупности, растительность.

Эти отделы, сколько бы их ни было (сам Рюбель дополняет три раздела сингеоботаники морфологией растительных сообществ и

---

[1] Л. Г. Раменский. Основные закономерности растительного покрова. 1925. Стр. 3.

[2] Б. М. Козо-Полянский. В стране новых ископаемых. 1931. Стр. 7—8.

[3] Акад. В. Л. Комаров. Растительный мир СССР и сопредельных стран. 1931. Стр. 15.

их систематикой) составляют геоботанику после исключения из нее напрасно к ней отнесенных наук. Отнесение к геоботанике только изучения растительности более соответствует широко распространенному пониманию этого термина в нашей практике. Можно сказать, что отождествление геоботаники с изучением именно и только растительности проверено и оправдано нашей исследовательской практикой. Действительно, многочисленные геоботанические исследования, производимые в исполнение заданий соцстроительства, сводятся к изучению лесов, лугов, степей и пр., как типов растительности, и не могут быть заменены изучением географии и экологии лесных, степных и прочих растений и флор, хотя и должны опираться на географию и экологию растений.

Но отделы Рюбелевской геоботаники, изучающие растительные сообщества или фитоценозы, заграницей принято называть чаще не геоботаникой, а экологией (англо-американские школы) или же фитосоциологией и фитоценологией (континентальная Европа). Из этих названий наиболее приемлемое для нас последнее.

Таким образом, геоботаника в нашем понимании есть синоним фитоценологии, и именно в смысле фитоценологии она и развивается в настоящее время в СССР. Как учение о растительности, геоботаника (= фитоценология) противопоставляется учению о растениях, как в более общей форме биоценология противополагается биологии организмов (видов и пр.). Следуя в терминологии В. В. Алехину[1], который в свою очередь следует в принципе Гамсу, Дю-Риэ (Du Rietz) и др., мы принимаем деление ботаники на фитологию и фитоценологию (геоботанику).

Принимая во внимание различное толкование термина геоботаники, не лучше ли совсем от него отказаться, заменив его фитоценологией, которая уже самим названием определяет себя? За такую замену высказывается В. Н. Сукачев[2]. Однако, термин „геоботаника“ слишком вошел в самое широкое употребление не только среди ботаников, но и среди агрономов, землеустроителей, лесоводов и пр. Заменить его другим термином, вдобавок еще непонятным для многих, значило бы подорвать доверие к геоботанике как науке, так как самая замена была бы истолкована как осуждение содержания геоботанической работы, что было бы неправильно. Достаточно пока, если геоботаники в своей работе будут придерживаться фитоценологического понимания геоботаники. Со временем пережившие себя другие толкования геоботаники выйдут из употребления, и геоботаника как термин будет возбуждать не больше разногласий, чем термин „ботаника“.

Признание фитоценозов (в совокупности представляющих растительность) предметом геоботаники обязывает признать основной задачей геоботаники (фитоценологии) всестороннее изучение фитоценозов. По аналогии с фитологией, успевшей за свою долгую жизнь диференцироваться на ряд наук, можно ожидать, что и геоботаника, пока еще мало диференцированная, со временем разделится на ряд дисциплин, в различных отношениях изучающих фитоценозы. Можно говорить о морфологии, систематике фитоценозов и т. д. Попытки оформления подобных частных дисциплин в фитоценологии мы имеем у Пачоского, у Гамса, Дю Риэ, Браун-Бланке (Braun-Blan-

[1] В. В. Алехин. Фитосоциология и ее последние успехи у нас и на Западе. Сборник „Методика геоботан. иссл.“ 1925 г. Стр. 12.

[2] В докладе „Что такое фитоценоз“. Сов. Ботаника. 1934.

quet).[1] Возражать против подобного разделения фитоценологии было бы равносильно отрицанию права на существование таких наук, как морфология растений и других отделов фитологии.

Признание геоботаники синонимом фитоценологии обязывает нас и к некоторым другим заключениям.

Прежде всего приходится признать, что территории, лишенные фитоценозов, не имеют объектов, изучаемых геоботаникой. Они могут и должны интересовать геоботаника лишь в отношении изучения возможностей и путей формирования фитоценозов, или наоборот, условий, исключающих их формирование. Напр., на лесной гари, или на возникающих аллювиальных островах существуют лишь растения-пионеры, произрастающие столь разреженно, что они еще не влияют друг на друга как конкуренты за место, за пищу, за свет, и, следовательно, здесь нет еще фитоценоза. Но именно здесь удобно наблюдать сроки и стадии формирования фитоценозов. Не исключена возможность, что и некоторые формы растительного покрова на скалах и осыпях, в тундрах, пустынях, на песках — еще не фитоценозы, так как возможно, что в этих формах растительного покрова при наличии „борьбы за существование“ с неблагоприятными физико-химическими факторами, нет еще конкуренции между растениями. Эти формы растительного покрова для геоботаника-фитоценолога представляют интерес лишь в одном определенном отношении — как показатели мест и условий, ограничивающих появление его объектов. Здесь — область экологических факторов, еще не имеющих фитоценологического значения.

В связи с этим — два понятия: растительный покров и фитоценологическое значение экологических факторов.

Выражение „растительный покров“ не предрешает, состоит ли этот „покров“ из фитоценозов или не из фитоценозов (или не только из фитоценозов). В него входят и фитоценозы, и другие группировки, которые не могут быть названы фитоценозами, т. е. выражение „растительный покров“ шире, чем „растительность“. Поэтому, если мы хотим подчеркнуть, что геоботаника есть синоним фитоценологии, мы не можем называть ее же учением о растительном покрове.

Экологизм группировок, не могущих быть названными фитоценозами, еще не служит достаточным основанием для включения их в число объектов фитоценологии. Экологические факторы геоботаниками-фитоценологами должны изучаться не в их отношении к растениям, а в значении для фитоценозов, т. е. в их фитоценологическом значении. Если экологические факторы в их влиянии на растения фитоценоза влияют на их роль и место в фитоценозе, мы говорим о фитоценологическом значении этого экологического фактора. Таким образом, в влиянии света, температуры и прочих факторов надо различать две стороны: одна, изучаемая экологами, сводится к влиянию этих факторов на жизненные процессы и формы растения, другая, изучаемая фитоценологами — состоит в учете влияния, какое данные факторы оказывают на ход и исход конкурентных взаимовлияний между растениями, т. е. на состав, структуру, динамику распределения фитоценозов.

Так как фитоценозы формируются и изменяются под влиянием экологических факторов, геоботаники не могут понимать фитоценоз

[1]. И. К. Пачоский. Основы фитосоциологии. 1921. Стр. 3.
H. Gams. Prinzipenfragen der Vegetationsforschung. 1918. Стр. 10.
D. E. Du Rietz. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflansensoziologie. 1921. Стр. 28.
J. Braun-Blanquet. Pflanzensoziologie. 1928.

иначе как в связи с экологическими факторами, но изучают последние в их фитоценологическом значении. В этом заключается специфичность геоботанического учета экологических факторов. Учет их вне влияния фитоценологического значения—работа не геоботаника, а эколога.

Определение геоботаники, как науки о фитоценозах, делает необходимым выяснить, какое место в ней занимает изучение фитоценозов.

Основная задача изучения фитоценозов — познание закономерностей растительности или, иначе, познание растительности в ее обусловленности характером взаимоотношений с факторами местопроизрастания, с целью управления растительностью в интересах соцстроительства. В исследовательской геоботанической работе эта задача постоянно смешивается с другой задачей, вытекающей из наличия связи между растительностью и условиями ее местопроизрастания, т. е. из возможности по растительности заключать о климатических, эдафических и всех иных факторах растительности, внешних по отношению к ней.

В этих случаях предметом геоботаники принимается местопроизрастание, как комплекс условий среды. Растительность принимается не как самодовлеющий предмет изучения, а лишь как средство, одно из средств познания условий местопроизрастания. Цель—изучение последних, в интересах их освоения и изменения в желательном направлении.

На первый взгляд может показаться, что существуют две геоботаники, каждая со своим предметом исследования. Подобное заключение в особенности склонны делать некоторые ревнители утилитарного направления геоботанических работ. По их мнению, одна геоботаника имеет своим предметом фитоценозы, и представляется достойной осуждения, как „бесполезная“ фитоценология; другая геоботаника—это уже „настоящая“ геоботаника—занимается изучением местообитаний, пользуясь для этого растительностью как средством познания.

Не трудно заметить, что здесь смешивается предмет науки и ее служебная роль (применение), и что двух геоботаник и двух предметов ее—нет. Служебное значение (применение) геоботаники отнюдь не должно затушевывать предмет ее исследования, каковым продолжает оставаться растительность, хотя бы и изучаемая для понимания условий местопроизрастания, как это и следует при направленности геоботаники в СССР на службу соцстроительству. Достойна осуждения не фитоценология и ее предмет, а иная ее направленность, если бы она имела место.

Изучение растительности в ее обусловленности требует пристального изучения связей между фитоценозами и факторами среды. Отсюда следует, что изучение климатических, почвенных и прочих факторов в их связи с растительностью необходимо входит в содержание геоботанических исследований. Но быть изучаемым в связи с фитоценозами—не значит быть вторым после фитоценоза или не менее его специфичным предметом фитоценологии как науки. Для фитоценологии изучение условий местопроизрастания имеет служебное значение: для понимания растительности как явления закономерного.

Растительность (фитоценозы) продолжает быть предметом геоботаники.

Конечно, при недостатке соответствующих данных геоботаник изучает и непосредственно почву, рельеф, водный режим и т. п. Больше того, опыт говорит за то, чтобы он обязательно сам разби-

рался как можно лучше и в геоморфологии, и в почвах, и в водном режиме и т. д. Тем не менее, всякий раз, когда он изучает их вне их отношений к фитоценозам и не через фитоценозы — он производит работу геоморфолога, почвоведа и т. д., каковым он на это время и должен быть. Геоботаником он делается в те моменты, когда рассматривает растительность на фоне полученных данных и производит анализ связей между растительностью и средой, находя и в той и в другой признаки взаимообусловленности. По мере изучения этих признаков возрастает показательное (индикаторное) значение растительности для определения условий местопроизрастания и всего ландшафта в целом; следовательно, увеличивается полезность геоботаники для ландшафтоведения и для народного хозяйства. Итак, упомянутая выше „вторая задача" геоботаники не должна быть противопоставляема первой. Она—просто следствие хорошего выполнения первой задачи, т. е. изучения растительности, и отнюдь не вытекает из наличия „второго" (кроме фитоценозов) предмета геоботаники как науки.

Признание фитоценоза как ботанического явления предметом геоботаники делает геоботанику частью ботаники. Возможность суждения от растительности к условиям местопроизрастания делает ее полезной для ландшафтоведения. Применение геоботаники в интересах ландшафтоведения превращает ее в часть географии.

Отношение между геоботаникой (фитоценологией), как частью ботаники, и применение геоботаники в географии аналогично отношению между географией растений и ботанической географией. Еще Шоу (Schouw)[1] в 1823 г. указал на различие между географией растений и ботанической географией. Это давно забытое указание своевременно вспомнить и не забывать более. По Шоу география растений предметом своим имеет растения в их распределении по земному шару; ее задача — изучение закономерностей их распределения. Ботаническая же география задачей своей имеет разделение земного шара по признакам растительного покрова. Очевидно — заключаем мы из этого определения, что чем лучше изучен предмет географии растений, тем более совершенно исполняется и ее служебная роль: ботаническая география. Ясно также, что для развития самой географии растений необходимо не столько самое разделение земли на области, провинции и пр., сколько изучение именно закономерностей распределения растений, т. е. самих растений в обусловленности их распределения. А применение этих закономерностей к географии есть проверка теории географии растений в практике ботанической географии, и из этой проверки и практики снова выигрывает география растений. Сходно обстоит дело и с геоботаникой. Есть геоботаника—фитоценология, и есть ее применение — изучение через растительность условий местопроизрастания. Не будем их смешивать. Сохранив за первой название геоботаники, можно условиться изучение условий местопроизрастания называть типологией местопроизрастаний. Для специалиста-геоботаника фитоценозы суть его специальное средство познания специфики типов местопроизрастаний. Через фитоценозы, по их признакам, он заключает о наличии и о значении тех или иных условий их обитания. Владеть этим средством и совершенствовать его — значит тонко различать качество фитоценозов (их состав, строение, динамику и пр.) и совершенствоваться в изучении связей между ними и влияющими на них факторами.

[1] J. Schouw. Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie. 1823.

В этом залог полезности геоботаники, и в этом же залог развития ее теории.

Пренебрежение изучением закономерностей растительности, подмена этой основной задачи механическим выполнением служебной роли геоботаники на основе очень грубого и несовершенного знания фитоценологических закономерностей—характерны для многих геоботанических исследований. Такие исследования, в лучшем случае, удовлетворяя элементарные запросы к геоботанике, весьма мало способствуют развитию теории геоботаники. А без роста теории геоботаника не в состоянии удовлетворить растущие требования к ней. Так, в настоящее время, она оказалась неподготовленной в должной мере к решению некоторых вопросов, выдвинутых соцстроительством. Здесь имеются в виду проблема геоботанического районирования и классификационная проблема в геоботанике.

Геоботаническое районирование, необходимое в интересах планирования различных мероприятий по сельскому и лесному хозяйству, должно основываться на учете различий в растительности. Таково методологическое требование. Однако, геоботаники часто вынуждены районировать по признакам климатическим, геоморфологическим, почвенным и пр., и так установленные районы затем получают характеристику растительности. Единицы районирования широкого объема (климатические зоны, области и т. п.) сравнительно легко устанавливаются по признакам растительности, и примеры такого крупного районирования на основании изучения растительности известны. Но более узкие единицы районирования (округа, микрорайоны и пр.) выделять по растительности труднее, да и нет еще разработанной методики районирования. Здесь невольно геоботанику приходится основываться в первую очередь на признаках внешних по отношению к растительности (напр., геоморфологических, почвенных, на особенностях культурного режима и т. д.). Случилось так потому, что не разработана в должной мере теория геоботанического, т. е. по растительности, районирования, и при описании растительности не уделяется достаточного внимания специфичности ее в признаках видового и экологического состава, строения, динамики, распределения и пр.

Поэтому геоботаническое районирование часто и сводится к механическому дополнению характеристики геоморфологических, почвенных и т. д. районов описанием их растительности.

Столь же пока недостаточно успешны попытки и другого обобщения накопившихся фактов в виде классификации фитоценозов. Недавняя инвентаризация лугов и пастбищ СССР поставила перед геоботаникой задачу классифицировать огромное разнообразие растительности природных кормовых угодий. Прежние классификационные единицы, вроде лугов „поемных" и „материковых", „суходольных" и „низинных", и „притеррасных" и т. п.—очевидно не удовлетворяют методологическому требованию классифицировать растительность по ее собственным признакам. Все эти понятия —из области систематики местоположений и их комплексов. Детальные типологические схемы, разработанные Институтом кормов, также представляют классификационные системы не растительности, а местоположений ее.

Чтобы успешно классифицировать растительность, устанавливая таксономические единицы разного порядка и отношения между ними, необходимо, конечно, как следует знать, разносторонне знать признаки фитоценозов. А между тем в геоботанической литературе редко встречаются детальные описания растительности.

Желая поднять геоботанику на высшую ступень, мы должны сосредоточить внимание на изучении фитоценозов, на разработке этим путем теории фитоценологии—и в соответствии с этим изменить многие, ставшие обычными представления о задачах, содержании и методике геоботанических исследований.

Апрель 1934 г.

A. P. SCHENNIKOW

Was ist Geobotanik?

(Zur Metodologie der Geobotanik)

In Rübels System der Geobotanik, welche Griesebach's traditionelle Auffassung dieses Ausdrucks entspricht, sind die Abschnitte, welche sich mit dem Studium der einzelnen Pflanzen, oder den taxonomischen Einheiten, Floren, ihrer Areale, Oekologie und Genesis befassen, mehr unter den Namen Pflanzengeographie, Pflanzenökologie, Genetik bekannt; es ist kein Grund vorhanden dieselbe noch weiterhin mit dem Ausdruck Geobotanik zu bezeichnen. Diese Abschnitte, deren Gegenstand die Phytocoenosen bilden, werden häufiger ebenfalls nicht Geobotanik, sondern Phytocoenologie, oder Phytosoziologie genannt. Die Einleitung der Geobotanik in die Lehre von der „Flora" und die Lehre von der „Vegetation" entspricht der Einleitung der Botanik in Phytologie und Phytocoenologie.

In der USSR hat der Ausdruck Geobotanik die Bedeutung von Phytocoenologie angenommen; da derselbe jedoch sehr populär ist, so würde ein Ersatz desselben durch Phytocoenologie schwer durchzuführen sein. Es ist daher genügt und notwendig auch beide Ausdrücke als Synonyme anzusehen.

Die Anerkennung der Phytocoenosen (die in ihrer Gesamtheit die Vegetation ausmachen) als Gegenstand der Geobotanik (Phytocoenologie) zwingt uns dazu als Hauptaufgabe der letzteren das Studium der Gesetzmässigkeiten der Vegetation anzusehen, d. h. das Studium der Phytocoenosen und Standortsfaktoren in ihrer gegenseitigen Bedingtheit.

Territorien, wo keine Phytocoenosen vorhanden sind, fehlen die Forschungsobjekte der Geobotanik, und sie besitzen für dieselbe nur das Interesse von Orten, an welchen das Studium der Phytocoenosenbildung oder die Verhältnisse, welche eine solche ausschliessen, studiert werden können.

Die oekologischen Verhältnisse betrachtet die Geobotanik von seiten deren phytocoenologischen Bedeutung, d. h. sie untersucht den Einfluss derselben auf den Verlauf des Wettbewerbs zwischen den Pflanzen und die Merkmale der Phytocoenosen, welche sich im Prozess der gegenseitigen Beeinflussung der Pflanzen ausbilden. Hierin besteht das Spezifische der geobotanischen Erforschung der oekologischen Verhältnisse.

Für den Geobotaniker, die die Phytocoenosen in ihrer Bedingtheit studiert, besitzt die Klarlegung der Standortsverhältnisse die Bedeutung, dass sie der Erkenntnis der Phytocoenose als einer gesetzmässigen Erscheinung dient. Aber je voller diese Erkenntnis der Phytocoenose, desto weiter und tiefer ist die angewandte Bedeutung der Geobotanik: die Möglichkeit nach dem Merkmal der Vegetation in betreff der sie bedingenden Faktoren Schlüsse zuziehen.

Die Geobotanik, welche die Vegetation studiert und folglich einen Teil der Botanik bildet, darf nicht mit ihrer Anwendung in die Geographie zur Charakteristik der Landschaft verwechselt werden, ebenso wie die Pflanzengeographie (ein Teil der Botanik) nicht mit der botanischen Geographie (ein Teil der Geographie) verwechselt werden darf. Infolgedessen kan man neben der Geobotanik (Phytocoenologie) von einer geobotanischen Typologie der Standorte, als einer besonderen Wissenschaft reden, deren Gegenstand nicht die Vegetation, sondern die an der Hand der Vegetation studierte Landschaft bildet.

М. НАВАШИН

Новая возможность в селекции [1]

Директивы ЦКК ВКП(б)—НКРКИ СССР от 3 августа 1931 г. об ускорении селекционной работы и последние постановления правительства о повышении урожайности ставят перед советской селекцией обязательства в кратчайший срок и с наибольшим успехом провести работу над созданием сортов, экономически более полезных в различнейших условиях областей, входящих в состав СССР. Для выполнения этой задачи нужны новые методы работы, которые наряду со старыми единственно смогут удовлетворить новые требования, предъявляемые нашей жизнью к селекции.

Целью настоящей статьи является привлечь внимание к одной возможности, скрытой пока от взглядов практика, возможности еще никем не оцененной, но, как будет видно дальше, удачное использование которой обещает огромное сокращение сроков селекционной работы и чрезвычайное повышение ее производительности.

На теперешней ступени развития селекции наибольшее значение имеет синтетический способ, т. е. создание новых сортов путем соединения (комбинирования) хозяйственно ценных качеств, имеющихся в отдельности у разных растений, у разных сортов, видов и даже у разных родов. При скрещивании двух растений, обладающих в отдельности нужными качествами, качества эти стремятся соединить в получающейся помеси (гибриде). Хозяйственное использование такого гибрида может оказаться сравнительно простым, если культура, с которой работают, допускает вегетативное размножение, т. е. если он разводится клубнями (как картофель), черенками (виноград, плодовые деревья), корнями (хрен), луковицами (чеснок) и т. д. Но возникает огромное затруднение в случаях, когда растения размножаются семенами, а таково большинство наших важнейших культур.

Трудность состоит здесь, как известно, в расщеплении признаков; вследствие этого расщепления потомство гибрида оказывается смесью растений, по своим свойствам представляющих всевозможные сочетания свойств, по которым различались родители. Чем больше этих различных свойств, тем, понятно, будет больше сочетаний.

---

[1] Придавая вопросам селекции первостепенное значение в деле реконструкции сельского хозяйства, редакция Ботан. журнала СССР помещает ниже статью М. А. Богородского „На статью М. Навашина „Новая возможность в селекции" и статью М. Навашина „По поводу статьи М. А. Богородского". Для ознакомления читателей Бот. журнала с работой, вызвавшей указанную полемику, редакция решила перепечатать из журнала „Семеноводство" № 2 за 1933 г. стр. 11—16 также и основную статью М. С. Навашина „Новая возможность в селекции" с любезного разрешения автора статьи и редакции журнала „Семеноводство".

Редакция

Из генетики известно, что число возможных различных комбинаций в типичном случае равно трем, возведенным в степень, равную числу признаков одного родителя, отличных от признаков другого родителя. Это значит, что при одном различии получится потомство трех сортов, при двух — девяти сортов, при трех — двадцати семи, при десяти получится уже большее число — 59 049; двадцать же различий ведут уже к возникновению почти необозримого множества всевозможных типов в потомстве — 3 496 784 201!

Положение осложняется еще тем, что различные типы растений появляются неодинаково часто. Некоторые лишь однажды на тысячи миллионов и миллиарды случаев. Поэтому, чтобы найти нужный тип, селекционеру приходится часто просматривать гораздо большее число растений, чем то число комбинаций, которое должно получиться в потомстве его гибрида.

Генетика учит нас, что наименьшее число растений, среди которых наиболее редкое сочетание может встретиться хотя бы однажды, равно четырем, возведенным в степень, равную числу признаков, отличавших одного родителя от другого. В простейшем случае это будет 4, для двух признаков — уже 16, для трех — 64, для десяти — 1 048 576. Двадцать отличающих признаков дает уже колоссальное число 1 099 541 627 776! Это значит, что наиболее редкая из комбинаций встретится не чаще, чем однажды на один биллион сто миллиардов случаев! И часто как-раз эта комбинацня бывает нужна селекционеру!

Совершенно очевидно, что подобная задача — просмотреть поодиночке, исследовать биллион растений и отыскать среди них одно нужное — была бы под силу разве что всему населению земного шара, но и тогда бы на каждого обитателя земли (взрослого и ребенка) пришлось бы чуть не по тысяче растений! В практической селекции приходится нередко сталкиваться с задачами такого порядка.

К сожалению, этим еще не исчерпываются все трудности. Дело в том, что по наследству от родителей потомкам передаются не готовые признаки — рост, длина вегетационного периода, урожайность, качество зерна и т. д., а невидимые частицы вещества—гены, переносимые микроскопически малыми зародышевыми клетками — пыльцевыми зернами и зародышевыми мешками.

Только при развитии растения, иногда лишь в самом конце этого развития выявляются свойства генов по их действию на развивающиеся признаки. Но это действие не всегда проявляется одинаково, а иногда не проявляется вовсе. Поэтому одинаковые по своим свойствам растения могут быть и часто бывают различны по своей наследственной природе, а это значит, что при размножении семенами они не только не дадут выравненного сорта, но могут произвести опять пеструю смесь всевозможных типов, среди которых малоценные и вредные могут оказаться даже в большинстве.

Наконец, далеко не редкость, что один и тот же признак зависит от многих генов. Это еще более спутывает карты селекционера и ставит его перед еще более „астрономическими“ числами. К несчастью, такое положение как-раз относится к большинству важнейших хозяйственных признаков (урожайность, скороспелость и пр.).

Все это заставляет нас притти к выводу, что применявшийся до сих пор способ скрещивания и отбор желательных растений среди потомков гибрида могут потребовать огромного масштаба работ, часто и вовсе практически неприменимых. При сколько-нибудь значитель-

ном числе генов, в которых различаются производители, работа становится уже экономически невыгодной, а иногда и просто физически невыполнимой.

Современная генетика обладает, однако, драгоценнейшими данными, значение которых до сих пор еще не было понято и оценено, но которые дают нам указание на возможность создания нового метода, по своей действительности оставляющего почти все существовавшие до сих пор.

Дело заключается вот в чем.

Как известно, все огромное подчас разнообразие потомства гибрида получается от того, что различные половые клетки (развивающиеся в пыльцевых зернах и зародышевых мешках) при опылении случайно сочетаются всеми возможными способами. Так как пыльцевое зерно каждого типа может оплодотворить любой зародышевый мешок, то число получающихся сочетаний (вместе с повторением некоторых одинаковых) будет, понятно, равняться квадрату числа сортов половых клеток. Обратно, число половых клеток разных типов всегда равно корню квадратному из числа получающихся от их соединения всевозможных растений. Беря приведенные выше числа, мы находим таким образом, что 1 048 576 растений получится от сочетания всеми мыслимыми способами пыльцевых зерен 1024 типов с таким же числом типов зародышевых мешков ($\sqrt{1\,048\,576}=1024$). Громадное число 1 099 541 627 776 представляет продукт сочетания половых клеток лишь 1 048 576 типов ($\sqrt{1\,099\,541\,627\,776}=1\,048\,576$).

Вывод отсюда прост: если бы можно было выращивать растения прямо из половых клеток, минуя оплодотворение, селекционер получил бы в руки орудие, сокращающее объем его работы в таком же отношении, как сокращается число от извлечения из него корня квадратного.

Это открывает прямо-таки необозримые возможности.

Но именно такая возможность, оказывается, есть. Надо лишь уметь ее использовать.

Как мы увидим далее, результат еще не ограничился одним лишь сокращением численности материала.

Зоологам уже давно известны случаи партеногенеза, или развития яйца без оплодотворения. У многих животных партеногенез даже составляет правило на известной поре развития или у известной части особей (напр. тли размножаются большую часть времени партеногенетически, самцы пчел трутни развиваются партеногенетически).

Свыше тридцати лет назад знаменитым физиологом Лёбом был найден способ искусственного вызывания развития неоплодотворенного яйца. Сходные опыты были с успехом проделаны и над низшими растениями.

У семенных растений партеногенез стал известен сравнительно недавно — всего 10 лет назад, когда партеногенетические растения были получены у дурмана американским ботаником Блейксли. С тех пор случаи партеногенеза были обнаружены у целого ряда других культурных и диких растений: у табака, пшеницы, колокольчика, томата, черного паслена, левкоя, у видов энотеры, наперстянки, у сложноцветного из рода *Crepis*, у репы.

Известны и редкие случаи андрогенеза, т. е. развития растений из одного лишь мужского оплодотворяющего элемента. Пока он с несо-

мненностью установлен для табака и подозревается для нескольких других случаев.

Как бы ни возникло такое растение—путем ли партеногенеза или андрогенеза, — оно по своей генетической природе будет тождественно с произведшей его половой клеткой. Кроме того, оно будет содержать лишь один набор генов, в то время как обыкновенные растения всегда содержат два набора: один содержится в яйце, а другой—в оплодотворяющей его мужской половой клетке.

Отсюда следует:

а) партеногенетические или андрогенные растения могут быть лишь стольких типов, сколько типов половых клеток;

б) они будут не способны к расщеплению, так как единственной причиной расщепления является двойной набор генов и возможные отсюда комбинации.

В переводе на язык практики это значит:

Сокращение численности материала, в котором приходится вести отбор (до корня квадратного из числа растений, с которыми необходимо обычно вести работу, т. е. вместо миллионов растений — тысячи, вместо десятков тысяч—сотни, вместо тысяч — десятки и т. д.).

Сведение работы лишь к однократному индивидуальному отбору; долголетний последующий труд по закреплению достигнутого улучшения становится излишним, как и при аналитической чистолинейной селекции строгих самоопылителей.

Каковы практические возможности осуществления этого?

Как было сказано, партеногенез и андрогенез известен для ряда растений.

Установлено, что партеногенез у цветковых растений бывает: от стимуляции развития яйца при опылении пыльцой, неспособной произвести настоящего оплодотворения (обычно при попытках отдельных скрещиваний); от охлаждения завязей близ момента оплодотворения и, наконец, повидимому, самопроизвольно.

Во всех случаях дело заключается в том, что ядро яйца начинает делиться без слияния с мужским половым ядром, приносимым спермием.

Андрогенез менее изучен; там мужское яйцо входит в яйцеклетку, ядро которой почему-то не участвует в дальнейшем развитии.

Возникшие тем или другим способом растения обладают половинным числом хромосом (гаплоидным числом) в отличие от нормального диплоидного числа, получающегося всякий раз при слиянии мужского ядра с женским (хромосомы—микроскопические тельца размером в нескольких тысячных миллиметра; у каждого данного организма—растения или животного—они имеются в постоянном числе и сохраняют каждая свой вид и строение; через них передаются гены от родителей потомкам; видимы они лишь в момент деления ядра и клетки).

Обнаружение половины против нормы числа хромосом является бесспорным доказательством партеногенетического или андрогенного происхождения.

Хотя причины образования гаплоидных растений в общих чертах и известны, появление таким растений остается пока редким: число гаплоидов измеряется пока единицами на многие тысячи. Для практического же использования, конечно, нужно научиться создавать их массами.

Задача заключается в искусственном воспроизведении тех условий, которые изредка возникают в зародышевом мешке и приводят к раз-

витию зародыша без слияния половых ядер. Изучениие этих условий составляет первую задачу работ, предпринятых нами в этом направлении.

За исключением отдельных попыток намеренного их получения, гаплоиды были находимы совершенно случайно. Объясняется это прежде всего полной недооценкой значения гаплоидов: во-вторых, основным условием успеха в такой работе является точное знание каждого отдельного момента процесса оплодотворения; как раз этого-то знания у нас нет почти ни для одного растения.

Совершенно очевидно, что даже зная, какое воздействие может вызвать развитие гаплоидного зародыша, мы должны точно знать, каково должно быть состояние материала, при котором это воздействие дает нужный результат.

Прежде всего необходимо точно установить моменты проникания пыльцовой трубки в зародышевый мешок, вхождения мужских половых ядер, проникания их в яйцо, наступления самого слияния, начала первого деления яйца и т. д. Без этих сведений было бы бесполезно приступать к такой работе.

В результате специального исследования, произведенного Е. Н. Герасимовой, мы знаем теперь для одного растения, с точностью до пяти минут, через сколько времени после опыления наступает каждая из этих фаз развития.

Разработанный нами план работы предусматривает прежде всего именно исследование такого рода. Затем имеется в виду применение различных воздействий после опыления (для стимулирования партеногенетического развития) и до него (с целью получения андрогенных растений).

Изученные до сих пор гаплоиды могут быть легко отличены от нормальных растений по малым размерам всех своих частей и по своему бесплодию, происходящему от отмирания зародышевых мешков и пыльцевых зерен. Последнее могло бы свести на-нет все значение гаплоидов, если бы не два счастливые обстоятельства:

1) бесплодие гаплоидов часто не абсолютно; они могут давать немного семян;

2) гаплоиды легко восстанавливают нормальный набор хромосом, образуя диплоидные побеги, по своей плодущести не уступающие обычным растениям, но, как легко понять, столь же ценные для нашей цели, как и гаплоидные.

Причина этого ясна.

Так как у гаплоидов имеется лишь по одной хромосоме каждого сорта (вместо обычных двух), то при образовании половых продуктов (где происходит не деление каждой хромосомы надвое, как при простом делении клетки, а расхождение целых хромосом каждой пары в образующиеся клетки), в пыльцевые зерна или зародышевые мешки, образуемые гаплоидом, почти всегда будет попадать неполный набор хромосом: часть попадает в одну клетку, часть в другую. Но для жизни клетки необходим весь гаплоидный набор; потеря хотя бы одной хромосомы означает гибель клетки. Поэтому выживут лишь те пыльцевые зерна или зародышевые мешки в которые почему-либо попадут все хромосомы.

Произойти это может прежде всего случайно. Так как отхождение каждой хромосомы в одну или другую сторону при делении клетки зависит от случая, то для создания могущей жить клетки необходимо совпадение отхождения всех хромосом в одну сторону.

Это будет случаться тем реже, чем больше хромосом (по формуле 1:2 n, где n—число хромосом).

Если же гаплоид разовьет, как мы упомянули выше, диплоидную ветку,—она будет нормально плодуща, так как в ней востановится непременное условие плодущести—попарная одинаковость хромосом. Заставить растение удвоить свой хромосомный набор можно и искусственно—путем особых приемов, уже хорошо разработанных для ряда случаев.

Каким бы способом (т. е. путем ли образования семян от немногих жизнеспособных пыльцевых зерен и зародышевых мешков или от побегов, в которых восстановился диплоидный набор хромосом) ни возникло потомство от гаплоида, оно будет, как сказано выше, состоять из абсолютно тождественных и констатно размножающихся растений. Каждый гаплоид значит является родоначальником нового сорта или, вернее, новой чистой линии.

Здесь не место подробно разбирать конкретные примеры, на которых можно было видеть все практическое значение гаплоидов. Ограничимся лишь одним таким примером.

Все большее и большее внимание уделяется у нас использованию гетерозиса, или повышения качества растения от гибридного состояния. У перекрестноопылителей (напр. у кукурузы) было давно известно, что скрещивание определенных рас дает гибриды первого поколения, по своей продуктивности далеко превосходящего эти родительские расы и часто оставляющего позади лучшие старые сорта, самоопыление же ведет к падению урожайности и к массовому вырождению. Это свойство уже давно используется на практике: подыскав путем пробных скрещиваний наилучшие расы, семеновод, искусственно скрещивая их, в массовом количестве приготовляет для продажи гибридные семена превосходного качества. Улучшение оказывается, однако, действительным лишь на одно поколение. При дальнейшем же размножении продуктивность начинает падать, и через несколько поколений культура совершенно „вырождается".

Объясняется явление гетерозиса таким образом, что урожайность зависит от многих независимых доминантных генов, которые у перекрестноопылителей, естественно, никогда не будут собраны в одном растении. Подобрав два растения, вместе обладающие большим числом таких генов, мы их скрещиваем, сводя таким путем эти ценные гены вместе. Их действие сразу проявляется в гибриде, но в его потомстве уже наступает расщепление, при этом необычайно сложное. Ввиду чрезвычайной редкости в потомстве растений, содержащих исходную комбинацию гибрида первого поколения, отбор оказывается бессильным закрепить высокую урожайность. Предпочитают поэтому каждый раз заново приготовлять гибридные семена.

Успех этого метода с кукурузой вызвал опыты с другими культурами, в первую очередь с томатом. Здесь мы имеем самоопылителя, но трудности искусственного скрещивания отдельных цветков вполне окупились прибылью от продажи гибридных семян.

Вполне очевидно, однако, что целью селекционной работы является создание устойчивого сорта, семенами которого могли бы быть снабжены семеноводческие хозяйства для дальнейшего размножения. Только таким путем селекция может быть целиком поставлена на службу народному хозяйству. Гибридные же семена, обходясь дорого, редко могут к тому же производиться в достаточном количестве. Вполне естественно поэтому, что конечной целью должно быть закрепление гетерозиса.

Вопрос об этом ставится уже на Западе, но вряд ли в условиях капиталистического семеноводства найдутся возможности для его практического разрешения. Задачей частных семеноводов именно было создание способа повышения прибылей, а для этого нельзя было придумать ничего лучшего, как производство семян, годных лишь для однократного посева, как в случае гибридных семян кукурузы или томата.

Нам кажется, что именно в условиях социалистического хозяйства важно использование гетерозиса в форме его закрепления. А для этого нет, повидимому, иного способа, как использование гаплоидов, сводящего миллионы комбинаций к тысячам, среди которых уже сравнительно нетрудно отобрать нужную. Это дало бы возможность в короткий срок снабдить наши совхозы высококачественными сортовыми семенами, не уступающими по своим качествам гибридным, но поддающимся обычному размножению.

ТОМ 19 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1934 № 4
TOME 19 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1934 № 4

М. А. БОГОРОДСКИЙ

На статью М. Навашина „Новая возможность в селекции"

(Получено 29/I 1934)

На данной стадии селекционной работы синтетическому методу селекции принадлежит первое место по тому значению, которое он имеет при выведении высококачественных и высокоурожайных сортов растений. Применение этого метода осуществляется двумя способами.

Первый способ, на котором М. Навашин в своей статье „Новая возможность в селекции" (см. журнал „Семеноводство" № 21933 и настоящ. ном. Бот. журн. СССР) останавливает внимание читателя — это способ „педигри" — или родословный, имеющий целый ряд весьма существенных недостатков. По недоразумению, ввиду нашей недостаточной грамотности в вопросах генетики, он многими селекционерами считается наиболее интенсивным способом селекции. Незаслуженно приписывая интенсивность этому способу, селекционеры ссылаются на то обстоятельство, что отбор здесь начинается со второго поколения. При этом совершенно забывается то положение, что при достаточно большом числе различий между скрещенными формами, попытки отобрать гомозитное (константное) растение из второго поколения почти всегда (за весьма редкими исключениями) бывают обреченными на неудачу, так как содержание гомозитных форм здесь ничтожно по сравнению с основной массой, представляемой гетерозиготными (расщепляющимися) растениями. Этот способ требует от селекционера просмотра астрономических чисел растений и представляет задачу, невыполнимую не только потому, что одному селекционеру трудно просмотреть большое количество растений, но и потому, что трудно вообще иметь во втором поколении такое количество их, которое отвечало бы „астрономическому" минимуму (см статью М. Навашина).

Селекционеру, применяющему этот способ, чаще всего приходится иметь дело сравнительно с небольшим числом растений, не обеспечивающим во втором поколении наличия всех возможных для данного скрещивания гомозигот. Поэтому отбор приходится повторять в третьем, четвертом и последующих поколениях, пока не найдена будет форма, обладающая идеальным или близким к идеалу сочетанием признаков в гомозиготном состоянии. Эти повторения отбора удлиняют селекцию на неопределенное время и не освобождают селекционера от необходимости тратить много времени и энергии не ежегодные просмотры больших количеств растений, из которых большая часть будет забракована.

Нужно отметить еще и то, что при этом способе селекционер не может проработать большого числа гибридов, 3-4 гибрида на работ-

ника представляют уже значительную нагрузку, в то время когда число возможных скрещиваний исчисляется тысячами и десятками тысяч. Этот разрыв между количеством работы и тем количеством ее, которое ожидает своей очереди, не может быть ликвидирован методом „педигри", являющимся для этого слишком громоздким и слишком экстенсивным.

Улучшению этого способа и попыткам заменить его другим, более совершенным, приводящим к таким же результатам, но в более короткий срок и с значительно меньшими затратами средств и энергии— необходимо поэтому уделить самое серьезное внимание. Вот почему поставленный М. Навашиным вопрос о разработке метода получения новых константных форм внеполовым путем, значительно упрощающим селекцию, должен найти широкий отклик в среде селекционеров-генетиков и цито-генетиков. Последние должны будут приложить все усилия к тому, чтобы в кратчайший срок выработать приемы применения его для большего числа растений.

Не предрешая вопроса о том, в какие формы и в какой объем выльется эта работа, и полагая, что решение поставленной задачи по выращиванию растений гаплоидов с последующим превращением их в плодущие диплоиды потребует не менее 2-3 лет упорной и кропотливой коллективной работы, мы считаем целесообразным и необходимым остановить внимание селекционеров на втором способе гибридизации, который мы называем способом массовых пересевов и который в изложении М. Навашина был опущен.

Этот способ не требует „астрономических" количеств растений, необходимых при способе „педигри". В данном случае нужный для селекционера минимум растений сводится до корня квадратного из тех „астрономических" величин, каким вынужден оперировать селекционер, работая по способу „педигри". При этом, вся черновая работа по выделению гомозигот производится не селекционером, а естественными силами природы. На долю же селекционера остается лишь отбор заведомых гомозигот, обладающих комбинацией признаков в идеальном сочетании. Благодаря этому селекционер имеет возможность одновременно работать с сотнями гибридов.

К недостаткам способа массовых пересевов относят то, что отбор в этом случае начинают с позднейших поколений — четвертого, пятого, шестого и т. д. Недостаток этот, обычно отмечающийся противниками этого способа, сравнивая его со способом „педигри", явно преувеличен. Если мы вспомним, что в случае применения к селекции способа „педигри", селекционер вынужден повторить отбор в позднейших поколениях, чтобы найти искомую форму в гомозиготном состоянии, и следовательно, удлинять селекцию, то „недостаток" способа массовых пересевов принимает совершенно иную окраску на фоне тех возможностей, которые может дать этот способ селекции.

Селекция по способу массовых пересевов основана на следующем явлении. Если популяцию гибрида пересевать из года в год, начиная с первого поколения, то с каждым годом генотипический состав такой популяции будет меняться в результате протекающих в ней естественных процессов расщепления. При этом с каждым годом процентное содержание гомозигот в популяции будет возрастать, а содержание гетерозигот падать. Наиболее интенсивно процесс нарастания гомозигот протекает в ранних поколениях (начиная с третьего и кончая шестым — приблизительно). В следующих поколениях этот процесс замедляется и в десятом поколении почти сходит на-нет. У самоопылителей естественный процесс расщепления завершается полным выпа-

дением гетерозигот из популяций гибридов. У растений, у которых наряду с самоопылением имеет место и перекрестное опыление, полного выпадения гетерозигот не бывает, и нарастание процентного содержания гомозигот останавливается на некотором уровне, который тем выше, чем выше в данной популяции доля самоопыления по сравнению с перекрестным опылением.

Следующая таблица, разработанная для простейших гибридов, показывает нам, во сколько раз увеличиваются шансы на отбор гомозиготных форм, если производить последний не из второго поколения (способ „педигри“), а из позднейших поколений (способ массовых пересевов).

	Самоопылители	Не строгие самоопылители				Перекрестноопытители
Процент самоопыления	100	80	60	40	20	0
Процент перекрестного опыления	0	20	40	60	80	100
Моногибрид	2	1,6	1,4	1,2	1,1	1,0
Дигибрид	4	2,8	2,2	1,6	1,3	1,0
Тригибрид	8	5,5	3,4	2,4	1,5	1,0
Тетрагибрид	16	9,0	5,8	3,7	2,2	1,0
Пентагибрид	32	17,0	9,9	5,6	2,7	1,0
Гексагибрид	64	34,8	18,5	9,1	3,9	1,0

Из этих цифр видно, что только у перекрестноопылителей шансы на отбор гомозиготных форм, какую бы генерацию и какой бы гибрид мы ни взяли, остаются одинаковыми и при этом весьма малыми, принимая во внимание большое число различий между родоначальными элементами подобных популяций. Поэтому в подобных случаях с целью выделения родоначальников применяют способ искусственного самоопыления (инцухта).

Во всех остальных случаях, даже тогда, когда процент самоопыления весьма незначительный по сравнению с перекрестным опылением, мы имеем возрастание шансов на отбор гомозиготных форм из позднейших поколений по сравнению со вторым поколением. Так, в случае гексагибридов они возрастают: при 20% самоопылении в 3,9 раза, при 40% в 9,1 раза, при 60% в 18,5 раза, при 80% в 34,8 раза и, наконец, при 100% самоопылении в 64 раза. Из таблицы видно, что чем выше степень гибридности, тем интенсивнее идет нарастание шансов за отбор гомозиготной формы. Это обстоятельство весьма важно, так как практическую гибридизацию успешнее всего можно применять к растениям, различающимся большим числом признаков.

Применением подобного способа может быть успешно разрешена и проблема гетерозиса. При разрешении этой проблемы ошибочно основываются на первом поколении, так как оно является в потомстве расщепляющимся и, следовательно, не может передать своих положительных свойств всему потомству, гетерозис „вырождается“. Попытки разрешить эту задачу выработкой такого способа массового скрещивания, который позволил бы получать первое поколение массами, в значительной мере утопичны. Значительно проще будет получить растение, обладающее признаками гетерозиса внеполовым путем, рекомендуемым М. Навашиным, или при помощи способа массовых пересевов. „Закрепление“ гетерозиса может быть произведено изменением генетической природы гетерозисного растения за счет изъятия из гетерозиготы (последней) всех рецессивных элементов и замены

их доминантными. Иначе говоря, путем превращения гетерозиготы, обладающей свойствами гетерозиса, в гомозиготу, обладающую внешними свойствами гетерозисного растения. Во втором поколении найти такое растение чрезвычайно трудно (чем и объясняются неудачи), так как последние теряются в общей массе гетерозиготных растений. Эту задачу можно выполнить только тогда, когда популяция в процессе ежегодных пересевов будет очищена от гетерозигот.

Мы не можем здесь останавливаться на всех деталях этого способа селекции и ограничимся лишь пожеланием, чтобы метод массовых прересевов нашел должное место в нашей повседневной селекционной работе. Сотни и тысячи различных скрещиваний, какие могут производить наши селекционеры, было бы целесообразным доводить до гомозиготности путем ежегодных пересевов на особых гибридных питомниках. Последние организуются при селекцентрах, селекционных станциях с целью дальнейшего использования очищенных от гетерозигот популяций для практической селекции. Для ежегодных пересовов вполне достаточно брать часть урожая семян от каждой популяции из расчета на минимальную площадь, определяемую числом 2, возведенным в степень n, где n есть число различий между исходными формами. Для растений, у которых наряду с самоопылением имеет место перекрестное опыление, площадь соответственно должна быть увеличена.

В заключение мы должны сказать, что метод массовых пересевов в селекции растений не нов. Впервые он был описан Неуманом в 1912 г. и применен при селекции самоопылителей Нильсоном Эле и его сотрудниками на шведской селекционной станции в Свалефе. Позднее он рекомендовался для применения с указанными целями рядом исследователей. Среди последних мы встречаем такие имена, как Клаузен, Гейес, Гарбер и Бауер. По Клаузену метод массовых пересевов широко используется селекционерами Германии.

В Канаде еще до опубликования теоритических основ этого способа чисто интуитивным путем доктор Саундерс применил массовые пересевы к большому числу популяций гибридов, полученных им в результате большого числа скрещиваний пшеницы. Впоследствии из этих популяций, размножавшихся долгое время в смеси, сыном Саундерса—Чарльзом Саундерсом был выделен ряд ценных сортов, из которых сорт „маркиз“ получил мировую известность. В Калифорнии способ массовых пересевов с успехом применил к селекции пшениц Флорелл, начавший работу одновременно с 19 популяциями их, полученными в результате скрещиваний. В сравнительно короткое время, начиная с 1923 г., используя двукратные посевы в год, Флорелл к 1928 г. выделил большое число линий, значительно превышающих по урожайности исходные сорта.

В СССР способ массовых пересевов рекомендован Писаревым и дополнен Сапегиным. Последний предложил браковать и удалять из ранних поколений пересевающихся популяций все кусты с явно отрицательными комбинациями признаков. Кроме селекции злаков, этот способ применяется при селекции хлопка (Янушевский) и в последнее время при селекции табака.

Выгодный по своей простоте и возможностям одновременного охвата селекцией весьма большого числа гибридов, способ массовых пересевов не получил, однако, у нас широкого распространения. Степень приложимости его к значительной группе растений, занимающих по способу оплодотворения промежуточное положение между стро-

гими самоопылителями и перекрестноопылителями, до последнего времени оставалась неясной... В последнее время этому вопросу была посвящена коллективная работа (Паламарчук и Богородский), напечатанная в трудах ВИТП'а, „Перекрестное опыление и его влияние на генотопический состав популяций“. В этой работе показано, что способ массовых пересевов применим не только к строгим самоопылителям, но и к значительной группе растений, занимающих по способу оплодотворения промежуточное положенне между самоопылителями и перекрестноопылителями.

Пока не разработан будет способ внеполового размножения с точки зрения применения его к селекции, способу массовых пересевов должно быть уделено нашими селекционерами серьезное внимание.

М. НАВАШИН

По поводу статьи М. А. Богородского

(Получено 29/I 1934)

Основные теоретические предпосылки способа массовых пересевов, рекомендуемого Богородским, конечно, правильны: при сколько-нибудь значительном проценте самоопыления в ряду гибридных поколений должно происходить быстрое увеличение процента гомозигот. У строгих же самоопылителей даже и в большом числе гетерозиготных признаков на 9—10 поколениях практически остаются одни лишь гомозиготы.

Здесь можно лишь указать на неизбежные практические затруднения, которые в отдельных случаях должен встретить этот способ. Прежде всего он неприменим к перекрестноопылителями, как явствует из статьи Богородского. Далее, остаются, разумеется, долгие сроки работы: общеизвестно, что даже и в случае строгого самоопыления необходимо не менее шести поколений, чтобы снизить процент гетерозиготности до 10—12, если исходный материал был гетерозиготен более чем по пяти признакам; а это является, пожалуй, правилом в практической селекционной работе.

Что касается повышения шансов на нахождение гомозигот в дальнейших поколениях, то хотя они и возрастают, но все же чем выше гетерозиготность исходного первого поколения, тем меньше процент нужных определенных гомозигот будет в популяции, в которой будет вестись отбор. Ясно, что если у моногибрида будет на 50% (практически) гомозигот каждого сорта, у пентагибрида их будет по 3%, а у декагибрида — менее чем по 0,1%.

У Богородского выходит так, как будто бы чем сильнее гибридность, тем легче найти нужную гомозиготу среди „обогащенной" популяции. Дело, конечно, в том, что хотя в случае моногибрида шансы повышаются лишь вдвое, а в случае декагибрида в 1024 раза, но первый дает лишь два сорта гомозигот, а второй — 1024 сорта.

Далее, беря для ежегодных посевов часть урожая семян каждой продукции (эта часть должна быть все же несколько более той, которую указывает Богородский), мы всегда стоим перед известным (правда, небольшим) риском понизить шансы на получение нужной нам гомозиготы и даже вовсе потерять ее.

Необходимо указать еще, что целый ряд побочных обстоятельств может повести к выпадению из популяции как-раз нужных нам факторов; недостаточное знание биологических особенностей растений (которые могут у гибридов отличаться от родительских), трудность определения процента перекрестного опыления, изменчивость его в зависимости от ряда внутренних и внешних причин и т. д., в от-

дельных случаях может повести к тому, что многолетняя работа окажется напрасной.

Вышеизложенное, конечно, нисколько не умаляет значения выступления Богородского. Рекомендуемому им заслуженному методу, несомненно, должно быть уделено самое серьезное внимание; нельзя сомневаться, что он в целом ряде случаев на нынешнем этапе практически окажется единственно приложимым.

ВНИМАНИЮ АВТОРОВ

1. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать $^1/_2$ — $^3/_4$ печатного листа, т. е. 10—15 страниц на пишущей машинке с двойным интервалом между строками.

2. Изложение должно быть ясным, простым и сжатым, свободным от лишних слов и фраз.

3. История вопроса излагаться не должна, допускаются только самые краткие исторические указания.

4. Из протоколов, наблюдений, опытов и историй болезни могут приводиться только самые краткие, характерные и важные сведения.

5. Общеизвестные методы описываться не должны.

6. В конце статьи обязательно ставится собственноручная подпись автора и его точный почтовый адрес.

7. Библиография приводится только в конце статьи в алфавитном порядке авторов — сперва всех русских, затем всех иностранных — с обязательным точным указанием заглавия работы, места и года издания. Библиографические указания, не содержащие указанных элементов, не будут печататься.

8. Присылаемые статьи должны быть переписаны, по возможности, на пишущей машинке (присылаться должен только оригинал, т. е. первый машинный оттиск, отнюдь не копия из-под копирки) на одной стороне листа, бумаге, допускающей правку чернилами (не папиросная и не цветная бумага), с двойным интервалом между строками и с полями с левой стороны шириной не менее 3 см.

9. После переписки на машинке статьи должны быть выверены самым тщательным образом и все описки исправлены вполне разборчиво чернилами (не красными).

10. Фамилии авторов в тексте не подчеркивать. Фамилии иностранных авторов писать только по-русски. В виде исключения в случаях, сомнительных по произношению, можно при первом упоминании фамилии в данной статье указывать после нее оригинальную транскрипцию в скобках.

11. Количество рисунков должно быть минимальным и ограничиваться безусловно необходимым.

12. Представляемые рисунки должны быть выполнены так, чтобы они допускали непосредственное воспроизведение (фотографии должны быть контрастными, рисунки выполнены тушью и т. п.).

13. Каждый рисунок должен быть наклеен на бумагу с оставлением широких полей, на которых пищется: название журнала, фамилия автора, название статьи, номер рисунка. Объяснительные подписи ко всем рисункам даются на особом листке с указанием номеров рисунков и к какой странице рукописи каждый из них относится. Место рисунка в тексте обозначается на полях так:

| Рис. 1 |

14. Медицинские термины писать в переводе на русский язык. Названия медикаментов писать по-латыни только в прописях рецептов. Избегать химических формул.

15. Измерения должны быть выражены в метрических мерах и обозначены сокращенно согласно правилам, утвержденным Метрической комиссией: килограмм — кг, грамм — г, миллиграмм — мг, литр — л, километр — км, метр — м, квадратный метр — м², сантиметр — см, кубический сантиметр — см³, миллиметр — мм, микрон — μ.

16. Отправку рукописей рекомендуется производить заказной бандеролью с одновременным уведомлением редакции журнала открыткой.

17. Авторам настоятельно рекомендуется оставлять у себя копии статей, посылаемых в редакцию.

ОТ РЕДАКЦИИ

1. В виду ограниченного числа листов, предоставленных журналу, редакция вынуждена в общих интересах убедительно просить автора о возможно **сжатом** изложении и сохраняет за собой право несущественных сокращений.

2. Статьи помещаются, по возможности, в порядке их поступления. Все рукописи должны доставляться в окончательно обработанном для печати виде без всякой надежды на позднейшие изменения в корректуре.

3. Все статьи (кроме заметок, рефератов и т. п.) должны быть снабжены **кратким** резюме на французском, немецком или английском языке.

4. Корректуры иногородним авторам ни в каком случае не высылаются.

5. Рисунки должны быть представлены в авторских эскизах, готовых для воспроизведения, или фотографиях. Рисунки принимаются в ограниченном числе по соглашению с редакцией.

6. Вкладные таблицы в журнале не допускаются.

7. При изготовлении рукописей, согласно инструкции издательства, должно руководствоваться следующими указаниями:

а) Рукопись должна быть написана **четко** черными чернилами или переписана на машинке на одной стороне листа с оставлением полей.

б) Все фамилии авторов должны быть подчеркнуты прерывистой чертой и в тексте даны в русской транскрипции, причем при первом упоминании фамилий в скобках приводится ее подлинная транскрипция; эта последняя прерывистой чертой подчеркиваться не должна. В литературных сносках и указателях фамилии авторов должны даваться в оригинальной транскрипции и подчеркиваться прерывистой чертой.

в) Все встречающиеся в рукописи меры должны быть **метрическими** обозначения их должны соответствовать принятым Метрической комиссией (*км, м, см, мм; кг, г, мг;* $м^2$, $м^3$ и т. д.) и подчеркиваться волнистой чертой.

г) Латинские названия растений подчеркиваются волнистой чертой, но автор при них не подчеркивается вовсе. Жирный шрифт (для заглавий) отмечается двойной или тройной чертой.

д) Химические обозначения и формулы, выражающие химические реакции, не должны подчеркиваться.

е) Приложенные к рукописи рисунки должны иметь на оборотной стороне название журнала, обозначение статьи, к которой они относятся, и фамилию ее автора. В тексте статей должны быть ссылки на рисунки; места рисунков указываются на полях рукописи с обозначением номера и подписью под рисунком.

ж) При литературных указаниях первая цифра, которая дважды подчеркивается, означает том, вторая цифра, отделенная запятой, означает выпуск, третья (в скобках) означает год, а четвертая — страницу. Напр.: Бот. Журн. СССР 17, 3-4 (1932) 239.

8. Авторы получают 50 оттисков своих **оригинальных** статей (не заметок, рефератов и пр.).

Цена 2 р. 50 к.